



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

Biodiversidad de copépodos harpacticoideos bentónicos en un área del
estuario de Bahía Blanca

Michel Sciberras

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2018

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 17 de septiembre de 2013 y 17 de noviembre de 2017, bajo la dirección del Dr. Néstor J. Cazzaniga y la Dra. Verónica Natalia Bulnes.

Michel Sciberras



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el .../.../....., mereciendo
la calificación de (.....)

RESUMEN

Este es el primer trabajo sobre copépodos meiobentónicos marinos realizado en el estuario de Bahía Blanca, y es el único trabajo sobre este grupo zoológico realizado en la Argentina desde 1982.

El material examinado provino en su totalidad de la localidad de Arroyo Pareja, que se encuentra en la costa norte del estuario de Bahía Blanca. Esta playa se ubica a 38° 54' 48,26" de latitud Sur y 62° 4' 25,55" longitud Oeste, en la parte más externa de la porción media del estuario. El sustrato es limoso-arcilloso con valores promedio de 87 % de lodo y 13 % de arena.

Se realizaron doce campañas entre el 9 de abril de 2014 y el 19 de marzo de 2015, tomando cinco muestras de sedimento cada vez, a partir de las cuales se registró el número de ejemplares adultos del orden Harpacticoida. Paralelamente, en cada campaña, se midieron tres variables físico-químicas con un multisensor HORIBA U10: temperatura, pH y salinidad.

El análisis morfológico arrojó como resultado la identificación de 13 morfotipos pertenecientes al orden Harpacticoida. De ellos, se describieron tres especies nuevas para la ciencia durante el curso de esta investigación: *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 (Ectinosomatidae), *Ilyophilus sp. nov.* (Nannopodidae; aún inédita) y *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014 (Laophontidae).

Halectinosoma parejae fue numéricamente dominante en la mayoría de los muestreos y por este motivo, su identificación fue prioritaria. Pertenece a un género con numerosas especies nominales, muchas de ellas insuficientemente descritas, otras que son especies dudosas y muchas asignadas erróneamente. Se elaboró una clave dicotómica de las especies del género *Halectinosoma* con una fórmula setal diferente a la condición plesiomórfica. Por otro lado, la consulta de toda la bibliografía mundial sobre este género y el examen de material tipo permitieron elaborar una clave actualizada de los géneros de la familia Ectinosomatidae y también aclarar la posición taxonómica de varias especies problemáticas como *Pseudobradia lanceta*, *Halectinosoma spinicauda*, *H. pterinum*, *H. paraspinicauda*, *H. littorale*, *H. arenicola* y *H. smirnovi*.

Halectinosoma parejae, *Ilyophilus sp. nov.* y *Quinquelaophonte aestuarii*, junto con otras dos especies de la familia Miraciidae aún no determinadas completamente,

dominan la taxocenosis en términos de abundancia, constituyendo el 94 % del total de ejemplares recolectados. Está en desarrollo el estudio taxonómico de las dos morfoespecies de Miraciidae —una de ellas del género nominal polifilético *Delavalia* Brady, 1868—, así como de las ocho entidades numéricamente minoritarias.

La densidad de los harpacticoideos intersticiales estudiados en esta tesis estuvo en el orden de magnitud usual para los barros de marismas. Se cumplió el patrón usual de inequitatividad, en el que una especie, en este caso *Halectinosoma parejae*, es la dominante principal y con unas pocas especies subdominantes se completa más del 90 % de los individuos de la taxocenosis.

Se corroboró el patrón temporal de los harpacticoideos de mayor abundancia en los meses cálidos, aunque también se registró un pico menor de abundancia en invierno. *Halectinosoma parejae* incluyó hembras ovígeras en todas las fechas de muestreo en las que estuvo presente. *Delavalia sp.* e *Ilyophilus sp. nov.* también tuvieron períodos prolongados de reproducción, pero con una proporción de ovígeras mucho más alta en verano, mientras que la especie aún no identificada de Miraciidae parece concentrar su reproducción en invierno.

ABSTRACT

This is the first contribution on meiobenthic marine copepods of Bahía Blanca estuary, and this is the only work on this group since 1982.

The material was collected from Arroyo Pareja, a locality located on the north shore of the Bahía Blanca estuary. This beach is located at 38°54'48.26'' and 62°4'25.55'', in the most external part of the middle portion of the estuary. The substrate is silty-clayey with average values of 87 % mud and 13 % sand.

Twelve campaigns were carried out between April 9, 2014 and March 19, 2015, and five samples were taken of sediment each time. The number of harpacticoid adults was recorded. At the same time, three physical-chemical variables were measured with a HORIBA U10 multisensor: temperature, pH and salinity.

From the morphological analysis, 13 morphotypes belonging to Harpacticoida were found, of which three new species were described: *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 (Ectinosomatidae), *Ilyophilus sp. nov.* (Nannopodidae; aún inédita) and *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014 (Laophontidae).

Halectinosoma parejae was numerically dominant in most samples, so its identification was a priority. It belongs to a genus with several nominal species, many of them insufficiently described, others are dubious species and many of them were wrongly assigned. A key to the species of *Halectinosoma* displaying a setal formula other than the common plesiomorphic condition is provided. The revision of the world bibliography and examination of type material allowed to elaborate an updated key to all genera in family Ectinosomatidae and to clarify the taxonomic position of several problematic species such as *Pseudobradya lanceta*, *Halectinosoma spinicauda*, *H. pterinum*, *H. paraspinicauda*, *H. littorale*, *H. arenicola* and *H. smirnovi*.

Halectinosoma parejae, *Ilyophilus sp. nov.* and *Quinquelaophonte aestuarii*, together with two other species of the family Miraciidae not yet fully determined, dominate the taxocenosis in terms of abundance, constituting 94% of the total collected specimens. The taxonomic study of the two morphospecies of Miraciidae—one of them belonging to the polyphyletic genus *Delavalia* Brady, 1868—is under development, as well as the study of the eight numerically minority entities.

Density of the interstitial harpacticoids studied in this work was in the usual order of magnitude for marsh muds. Results matched the usual pattern of inequality, in

which one species, here *Halectinosoma parejae*, is dominant and more than 90 % of the taxocenosis is arisen with a few subdominant species.

A temporal pattern of higher abundance in warm months was corroborated, although a lower peak of abundance was recorded in winter. *Halectinosoma parejae* presented ovigerous females on every sampling date in which it was present. *Delavalia sp.* and *Ilyophilus sp. nov.* also have long breeding periods though with a much higher proportion of ovigerous females in summer, while the unidentified species of Miraciidae seemed to limit its reproduction to winter.

AGRADECIMIENTOS

Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, por brindarme el lugar de trabajo.

A la Universidad Nacional del Sur (UNS) y al Instituto de Ciencias Biológicas y Biomédicas del Sur (INBIOSUR, CONICET) que me otorgaron las becas para la realización de este trabajo de tesis.

A mi director, el Dr. Néstor Cazzaniga, y co-directora, la Dra. Natalia Bulnes, por su consejo y guía en la realización de este trabajo, por el tiempo dedicado y su paciencia.

Al Prof. Rony Huys, por recibirme en Londres, y por ayudarme con una especie muy problemática que fue de suma importancia para este trabajo.

A mis amigos y compañeros de Invertebrados I. A Agustín Menechella, por separar y mandarme las muestras que necesitaba a Londres, y por ayudarme en todo lo que necesité. A Catalina Di Rossi, por hacerme compañía en los momentos tediosos. A Julia Pizá, por su consejo. A Verónica Arias, por ayudarme con las tareas de Invertebrados, dejándome tiempo para trabajar en esta tesis.

A Hugo Marrero, por su consejo y ayuda, por apoyarme siempre y soportarme en los momentos en que no hacía nada más que escribir la tesis.

A mi familia, por estar siempre.

A mis amigos.

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| Capítulo 1. Introducción | 10 |
| Meiobentos | 12 |
| Nociones generales sobre copépodos | 15 |
| Morfología del orden Harpacticoida | 20 |
| Objetivos | 25 |
| Capítulo 2. Metodología | 26 |
| Caracterización del ambiente | 26 |
| Campañas | 30 |
| Procesamiento de las muestras | 31 |
| Análisis de datos | 31 |
| Abreviaciones usadas en el texto | 33 |
| Capítulo 3. Descripción de <i>Halectinosoma parejae</i> , con una clave de las especies que tienen un patrón inusual en la fórmula setal de las patas | 34 |
| Taxonomía de la familia Ectinosomatidae Sars, 1903 | 34 |
| Morfología sinóptica de la familia Ectinosomatidae | 37 |
| Resultados | 39 |
| Material examinado | 39 |
| Localidad tipo | 39 |
| Descripción de la hembra (holotipo) | 39 |
| Descripción del macho | 51 |
| Variabilidad | 51 |
| Etimología | 52 |
| Discusión | 52 |
| Clave de las especies de <i>Halectinosoma</i> que presentan un patrón inusual en la fórmula setal de P1-P4 | 55 |
| Notas taxonómicas sobre algunos taxones conflictivos de la familia Ectinosomatidae | 57 |
| Especies con asignación genérica incorrecta | 57 |
| Estatus taxonómico de <i>Halectinosoma smirnovi</i> (Chislenko, 1967) y <i>H. arenicola</i> (Rouch, 1962) <i>sensu</i> Itô (1973) | 59 |
| Clave actualizada de géneros de Ectinosomatidae | 61 |
| Capítulo 4. Una nueva especie de Nannopodidae del estuario de Bahía Blanca | 65 |
| Morfología sinóptica de la familia Nannopodidae | 68 |
| Resultados | 70 |
| Material examinado | 70 |

| | |
|---|-----|
| Localidad tipo | 70 |
| Descripción de la hembra (holotipo) | 70 |
| Descripción del macho (alotipo) | 80 |
| Variabilidad | 80 |
| Discusión | 83 |
| Capítulo 5. Descripción de <i>Quinquelaophonte aestuarii</i> (Laophontidae) del estuario de Bahía Blanca | 86 |
| Morfología sinóptica de la familia Laophontidae | 88 |
| Resultados | 89 |
| Material examinado | 89 |
| Localidad tipo | 90 |
| Descripción de la hembra (holotipo) | 90 |
| Descripción del macho (alotipo) | 98 |
| Variabilidad | 102 |
| Etimología | 102 |
| Discusión | 102 |
| Capítulo 6. Abundancia, diversidad y estacionalidad de la taxocenosis de harpacticoideos intersticiales en Arroyo Pareja (Bahía Blanca) | 106 |
| Composición y diversidad de la taxocenosis de harpacticoideos | 108 |
| Estacionalidad | 112 |
| Discusión | 117 |
| Capítulo 7. Consideraciones finales | 120 |
| Trabajos publicados como resultados parciales de esta tesis | 121 |
| Bibliografía | 122 |

1

Introducción

Al igual que muchos estuarios del mundo, el de Bahía Blanca alberga una comunidad bentónica con alta diversidad taxonómica, de la que se han investigado sobre todo sus componentes macroscópicos (macrobentos) mesolitorales y con especial interés las incrustaciones biológicas en zonas portuarias (Bastida *et al.* 2007). La falta de estudios básicos sobre la fauna bentónica microscópica se evidencia en las revisiones del bentos marino del sudoeste bonaerense presentadas por Bremec *et al.* (2007) y Elías *et al.* (2007), en las que la fracción meiobentónica no se menciona.

Este trabajo de tesis apunta a dar los primeros pasos en la indagación de la fauna de copépodos harpacticoideos meiobentónicos del sudoeste bonaerense. En general estos organismos constituyen el segundo grupo en abundancia de estas comunidades, después de los nematodos (Huys *et al.* 1996). En esta primera etapa el trabajo tiene un fuerte componente taxonómico, ya que las especies estudiadas con más detalle hasta el momento fueron nuevas para la ciencia y probablemente las restantes —o al menos buena parte de ellas— también lo sean. El estudio se completa con el registro de datos sobre la abundancia y diversidad de las morfoespecies.

La investigación abarcó un primer muestreo exploratorio del área, para reconocimiento preliminar de las especies más abundantes. Pronto fue evidente la urgencia por aclarar la taxonomía del grupo, ya que la falta de trabajos previos en el área y la confusión detectada en la bibliografía hacían que no se pudiera identificar con un grado de certeza razonable el material de Bahía Blanca con ninguna especie conocida. Las descripciones específicas que se presentan en este trabajo incluyen información e ilustraciones de todos los apéndices corporales y cefálicos, aparato bucal, fórmulas setales y demás detalles actualmente necesarios para resolver su identidad. Un serio problema es que en muchas descripciones previas (y no necesariamente las más antiguas) falta alguna parte de la información que hoy se considera imprescindible para una comparación adecuada. Esto es particularmente así en las familias Ectinosomatidae y Miraciidae, que son elementos muy importantes en la taxocenosis local de

harpacticoideos. La confirmación taxonómica y la comparación directa con materiales de colección, incluyendo los tipos de varias especies, se vieron muy favorecidas por una estadía de la autora en el *Natural History Museum* de Londres, trabajando con el especialista Prof. Rony Huys. Los datos cuantitativos de abundancia y estacionalidad se analizaron sobre la base de los 13 morfotipos de Harpacticoida identificados en los muestreos sistemáticos que se realizaron durante un año.

El estudio taxonómico se basó en las morfoespecies más abundantes de la comunidad, de las cuales se describieron tres especies nuevas para la ciencia: *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 (Ectinosomatidae), *Ilyophilus* sp. nov. (Nannopodidae; aún inédita) y *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014 (Laophontidae). Estas tres, junto con dos especies de la familia Miraciidae aún no caracterizadas completamente, dominan la taxocenosis en términos de abundancia, constituyendo el 94 % del total de los ejemplares recolectados (Figura 1.1). Aún falta terminar el estudio taxonómico de las dos especies de Miraciidae —una de ellas del género nominal polifilético *Delavalia* Brady, 1868 (Karanovic & Kim 2014)— así como de las ocho entidades numéricamente minoritarias.

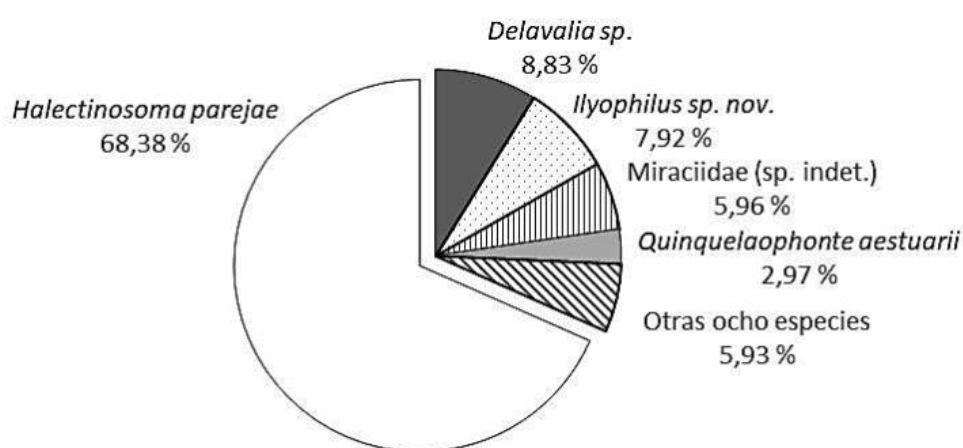


Figura 1.1. Composición específica de los copépodos Harpacticoida intersticiales recolectados de muestras cuantitativas de sedimento en Arroyo Pareja (estuario de Bahía Blanca) entre abril de 2014 y marzo de 2015 (N = 3.068).

Meiobentos

Este término fue propuesto por Molly F. Mare en 1942 para definir el conjunto de animales bentónicos que se distinguen del macrobentos por su pequeño tamaño. Deriva del griego *meio* que significa “pequeño” (Giere 2009). El estudio de la meiofauna llevó al descubrimiento y descripción de numerosos taxones nuevos, entre ellos los *phyla* Gnathostomulida (Riedl 1969) y Loricifera (Kristensen 1983), así como formas microscópicas de Priapulida (van der Land 1970; Por 1973), anélidos microscópicos muy simplificados (Eibye-Jacobsen & Kristensen 1994) y representantes de muchos otros grupos zoológicos, que modificaron significativamente los modelos taxonómicos, filogenéticos y ecológicos. Muchos de estos organismos proporcionaron un excelente material de estudio cuando se ha tratado de relacionar la organización morfológica con la biología y el ambiente (Swedmark 1964). De los aproximadamente 36 *phyla* de animales, 19 tienen representantes meiobentónicos. Por lo tanto, la meiofauna constituye un grupo morfológica y taxonómicamente diverso. Los taxones dominantes son usualmente Nematoda y copépodos Harpacticoida. Otros grupos importantes incluyen a los turbelarios (Platyhelminthes), Ostracoda, Gastrotricha, Tardigrada, Rotifera, Annelida, arácnidos Acarina, Gastropoda, Bivalvia y muchos otros (Urban-Malinga 2014).

Actualmente se consideran miembros de la meiofauna los animales de tamaño intermedio entre la macrofauna y la microfauna. Si bien los límites formales han ido cambiando históricamente y entre autores, hoy en día se los definen operacionalmente, usando como límite superior un tamiz de 500 μm y como límite inferior, uno de 44 μm (Giere 2009). Sin embargo, estos límites no son totalmente representativos y se pueden encontrar numerosas excepciones. Algunas especies son capaces de pasar por el tamiz de 500 μm solo si se encuentran vivas, a favor de una de sus dimensiones, aunque sean animales de mayor volumen corporal que el resto del meiobentos. Otras especies cambian drásticamente su tamaño durante su ciclo de vida, de modo que caben dentro de los límites de la meiofauna en los estadios larvales o inmaduros, pero llegan a tener tamaños típicos de la macrofauna al alcanzar la madurez sexual. En este sentido se definen los términos “meiofauna permanente”, para los animales que tienen un tamaño meiofaunal a lo largo de toda su vida, y “meiofauna temporal”, para aquellos que solo entran en los límites de la meiofauna durante los estadios inmaduros (Higgins & Thiel 1988).

Sin embargo, lo que comenzó como un grupo de invertebrados bentónicos con un rango de tamaño arbitrario, posteriormente fue confirmado como una verdadera unidad ecológica funcional (Giere 2009). Diversos estudios (Warwick 1984, 1993; Warwick *et al.* 1986) analizaron sus características intrínsecas, las relaciones interespecíficas, ciertas características fisiológicas, hábitos de vida, la estructura y distribución propias de estos animales, reuniendo evidencia que sustenta la hipótesis de que constituyen una verdadera comunidad dentro del ecosistema intersticial.

La meiofauna habita todo tipo de sedimentos, en todas las zonas climáticas, en todas las profundidades, y se caracteriza por una alta densidad de individuos, gran diversidad de especies y una gran disparidad de formas (Platt 1989). Los organismos meiobentónicos pueden alcanzar densidades de millones de individuos por metro cuadrado, de modo que 10 cm² de sedimento —la unidad usual en estudios cuantitativos— de cualquier tipo de hábitat pueden contener miles de estos pequeños organismos (Urban-Malinga 2014).

La distribución de la meiofauna tanto a gran escala (kilómetros) como a pequeña escala (centímetros) está lejos de ser uniforme. Diferencias en las propiedades físicoquímicas, como granulometría, salinidad y tensión de oxígeno, son responsables de su heterogeneidad espacial (Ólafsson 1992). Las abundancias más altas se encuentran típicamente en ambientes intermareales estuarinos, mientras que las más bajas suelen encontrarse en las profundidades del mar (Balsamo *et al.* 2010).

Pese a su pequeño tamaño y su comparativamente pequeña biomasa, los organismos meiobentónicos influyen en varios procesos sedimentarios: pueden actuar como microbioturbadores, incrementando considerablemente el transporte de solutos y las velocidades de reacción en el sedimento; mejoran indirectamente la mineralización mediante la estimulación microbiana, desempeñando un papel vital en la rotación de la materia orgánica; pueden afectar la erodabilidad del suelo, ya que sus secreciones mucosas estabilizan el sedimento, mientras que su pastoreo sobre las algas puede provocar desestabilización (Urban-Malinga 2014). La meiofauna también cumple un papel ecológico de primordial importancia dentro del dominio bentónico porque representa el vínculo entre los detritos orgánicos y los niveles tróficos superiores (Balsamo *et al.* 2010).

A pesar de la alta diversidad taxonómica y morfológica de los organismos meiobentónicos, en general comparten ciertas características: a menudo son alargados y están equipados con estructuras y mecanismos que facilitan la fijación a los granos de

arena y la supervivencia en un ambiente con alta dinámica sedimentaria, tales como órganos adhesivos y secreción de sustancias viscosas. Típicamente son organismos muy activos. Muchas especies están equipadas con estatocistos con los que se orientan en un espacio tridimensional. Los gastrotricos y muchos turbelarios pueden nadar activamente gracias a una superficie cubierta por cilios; los copépodos nadan o saltan; los nematodos se mueven con un característico movimiento de “látigo”; mientras que los tardígrados y ostrácodos se arrastran lentamente sobre la superficie de los granos de arena (Urban-Malinga 2014).

Los estudios sobre la estructura del meiobentos han ido en aumento, incluyendo desde descripciones taxonómicas individuales hasta la evaluación de la abundancia y los principios de distribución de los organismos, que posibilitaron el inicio de los estudios ecológicos que, gracias al desarrollo de sofisticados métodos estadísticos, abordaron problemas complejos como patrones de distribución, funcionamiento de la comunidad y el impacto de los disturbios. A partir de estos estudios, se produjo una corriente de trabajos sobre los efectos ambientales, disturbios antropogénicos y contaminación, que usan la comunidad meiobentónica como indicadora (Giere 2009).

Este aumento en el conocimiento y el creciente interés por la meiofauna llevaron a su vez a un incremento en el número de meiobentólogos en todo el mundo. Sin embargo, en algunos continentes —como África, Sudamérica, Asia y Australia— el meiobentos es aún poco conocido (Giere 2009).

Lamentablemente, nuestro país permaneció en gran medida ajeno al desarrollo de esta rama de la biología, ya que los antecedentes en este tipo de estudios son muy escasos. Algunos *taxa* meiobentónicos de amplia distribución mundial nunca fueron registrados para la Argentina (por ejemplo, Gnathostomulida y Priapulida intersticiales), y muchos otros cuentan con escasas referencias locales. Cabe destacar que uno de los *phyla* mejor representados en el meiobentos marino, los nematodos, han sido objeto de la extensa y detallada producción de la Dra. Catalina Pastor de Ward y colaboradores (Harguinteguy *et al.* 2012; Martelli *et al.* 2017; Pastor de Ward 2001, 2003, 2004; Pastor de Ward & Lo Russo 2007; Pastor de Ward *et al.* 2014, 2015a, 2015b; Villares *et al.* 2015, 2016).

En cuanto a los copépodos meiobentónicos marinos, la mayor parte del conocimiento taxonómico se limita a las costas meridionales de la Patagonia, donde la Dra. Rosa Pallares mantuvo un estudio sostenido de este grupo, principalmente enfocado en la Ría Deseado (47°45'S) (Pallares 1966, 1968a, 1968b, 1968c, 1969a,

1969b, 1970, 1973a, 1973b, 1975a, 1975b), Isla de los Estados (54°46'S) (Pallares 1975c, 1975d, 1977, 1979) y Tierra del Fuego (> 54°48'S) (Pallares 1982). Las únicas especies registradas al norte de Ría Deseado son: *Sarsamphiascus parvus* (Sars, 1906), *Robertgurneya oligochaeta* Noodt, 1955, *Bulbamphiascus chappuisi* Rouch, 1962, *Typhlamphiascus longifurcatus* Rouch, 1962, *Rhyncholagena pestai americana* Rouch, 1962, *Schizopera noodti* Rouch, 1962 y *Eupelte minuta* (Ramírez, 1971), de Mar del Plata (38°01'S, 57°31'O) (Ramírez 1971b; Rouch 1962); y *Leptastacus delamarei* Rouch, 1962, de Necochea (38°33'44''S, 58°44'43''O) (Rouch 1962).

Este panorama lleva a concluir que en la Argentina es necesario comenzar el estudio sistemático de la mayoría de los invertebrados frecuentes en el meiobentos, tanto por el valor intrínseco de tales estudios, como por su potencial aporte a estudios ecológicos y filogenéticos, actualmente vedados por falta de un mínimo de información básica.

En el sudoeste bonaerense se han hecho varias contribuciones en ese sentido, con estudios de microturbelarios (Bulnes 2007), nematodos de vida libre (Martelli 2010; Villares *et al.* 2013) y tardígrados (Menechella *et al.* 2015; 2017). Dentro del mismo proyecto, este trabajo se centra en los copépodos harpacticóideos meiobentónicos, un grupo zoológico taxonómicamente complejo, objeto de intensos debates internacionales, ya que son un excelente modelo para estudiar fenómenos como la evolución del parasitismo y la transición del mar al agua dulce, así como para poner a prueba hipótesis como la oligomerización (evolución por reducción en el número de somitos corporales, segmentos apendiculares y los elementos que conforman la armadura de estos últimos) (Jaume *et al.* 2004).

Nociones generales sobre copépodos

Con más de 12.000 especies descritas, los copépodos constituyen el grupo de animales más numeroso en cuanto a número de individuos (Boxshall & Halsey 2004). Son animales de tamaño corporal reducido, en general entre 0,2 y 5 mm (aunque algunas formas de vida parásita pueden alcanzar 28 mm), principalmente acuáticos (aunque se conocen unas pocas especies propias del mantillo de los bosques húmedos). Han colonizado prácticamente todos los hábitats acuáticos, desde las fosas oceánicas más profundas hasta lagos de montaña en el Himalaya, así como diversos ambientes extremos, desde fuentes hidrotermales hasta aguas subterráneas. Experimentaron una importante radiación adaptativa y diversificación de formas como parásitos y

comensales de virtualmente todos los otros *phyla* animales, desde esponjas hasta vertebrados, sobre todo en el ambiente marino, aunque el número de especies dulciacuícolas también es considerable (Jaume *et al.* 2004).

Con esta asombrosa variedad de modos de vida se corresponde una gran variedad en la morfología del cuerpo. Las formas planctónicas son típicamente pequeñas, de alrededor de 1-5 mm de largo, con una parte anterior ovoide (prosoma) y una parte posterior estrecha (urosoma). Muchas especies del bentos que viven en la superficie tienen una forma del cuerpo similar, pero las intersticiales tienden a ser vermiformes. Los parásitos a menudo pierden la segmentación externa del cuerpo y exhiben morfologías que oscurecen su afinidad con los crustáceos (Boxshall 1992).

A pesar de esta gran diversidad de formas, se puede reconocer a un copépodo porque en al menos un estadio del desarrollo presenta: a) al menos dos pares de patas natatorias con los miembros de cada par conectados entre sí por una placa rígida (el esclerito intercoxal), que permite el batido sincrónico de los miembros de cada par; b) un cefalosoma que muestra integrado y totalmente incorporado el primer somito del tronco, portador de los maxilipedios; c) anténulas unirrameas de hasta 27 segmentos (aunque cabe decir que la mayoría de los copépodos muestra anténulas con reducción secundaria en el número de los segmentos); d) presencia de sacos ovígeros en las hembras (Jaume *et al.* 2004).

Los copépodos son gonocóricos. En el apareamiento no hay cópula, sino que el macho transfiere el esperma a la hembra dentro de espermatóforos, una estructura vesiculiforme oval que entra en contacto con alguno de los dos poros que se abren en el segmento genital de la hembra. El desarrollo ontogenético es anamórfico, es decir, gradual, sin metamorfosis. En general pasan por seis estadios *nauplii*, a los que suceden cinco estadios de copepodito, antes de alcanzar el estadio adulto (Jaume *et al.* 2004).

El plan corporal de los copépodos incluye la división del cuerpo en prosoma y urosoma, unidos según dos formas básicas: gimnoplea y podoplea (Figura 1.2). La tagmosis gimnoplea se caracteriza porque la principal articulación del cuerpo se localiza entre el sexto somito torácico y el somito genital. Es la forma plesiomórfica de tagmosis entre los copépodos y fue retenida por dos grupos: Platycopioidea y Calanoida. En la tagmosis podoplea la principal articulación entre prosoma y urosoma se ubica entre el quinto y el sexto somitos torácicos. Esta es la forma derivada del carácter, presente en todos los demás órdenes.

En cuanto a los apéndices, el plan básico incluye 12 pares: anténulas (A1), antenas (A2), mandíbulas (Md), maxílulas (Mx1), maxilas (Mx2), maxilipedios (Mxp) y las patas natatorias P1-P6 (la pata 6 está reducida, formando el opérculo que cierra las aberturas genitales). Las anténulas son unirrameas y tienen como máximo 27 segmentos. En los machos, las anténulas son típicamente geniculadas y son utilizadas para sostener a la hembra durante el apareamiento. Las antenas son típicamente birrameas, con un protópodo bisegmentado que lleva un exópodo con nueve segmentos como máximo y un endópodo con cuatro segmentos como máximo. Las mandíbulas son birrameas y comprenden una coxa y una gnátobase bien desarrolladas, un palpo que consiste en una base, un endópodo bisegmentado y un exópodo con cinco segmentos. Las maxílulas son birrameas y consisten en un protópodo trisegmentado —que lleva un artrito precoxal bien desarrollado y con una armadura densa—, coxa, base, exópodo unisegmentado y un endópodo con tres segmentos como máximo. Las maxilas son unirrameas y comprenden precoxal, coxa, base y un endópodo de cuatro segmentos como máximo. Los maxilipedios son unirrameos y comprenden precoxal, coxa, base y un endópodo con seis segmentos como máximo. Las patas natatorias 1-5 son típicamente birrameas y cada rama tiene tres segmentos. El protópodo consiste en coxa y base, con la precoxal reducida a un esclerito lateral. Los miembros de cada par de patas están unidos por un esclerito intercoxal. En los copépodos con tagmosis podoplea, el endópodo de la quinta pata está reducido o se pierde (Boxshall 1992).

Los tres órdenes mayores de copépodos de vida libre son Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida. Estos tres grupos pueden distinguirse fácilmente por el largo de las anténulas. En los calanoideos, tienen de 23 a 25 segmentos en la hembra y generalmente se extienden más allá del prosoma, pudiendo alcanzar el urosoma o incluso las setas caudales. En los ciclopoideos, el largo de las anténulas es intermedio, con seis a 17 segmentos en la hembra, y raramente se extienden más allá del límite posterior del prosoma. En los harpacticoides, las anténulas son muy cortas (cinco a nueve segmentos en la hembra) y raramente sobrepasa el límite posterior del cefalotórax (Williamson & Reid 2001).

La abundancia de calanoideos y ciclopoideos en el plancton constituye un enlace vital en la cadena alimentaria que conecta el fitoplancton con los grandes peces y mamíferos. Los copépodos que se alimentan del plancton son los consumidores primarios más importantes en las comunidades planctónicas y, por esta razón, virtualmente forman la base de todas las cadenas alimentarias pelágicas. Los copépodos

harpacticoideos, en cambio, integran predominantemente las comunidades meiobentónicas y forman parte de la dieta de algunos peces de interés comercial, como los salmónidos (Huys & Boxshall 1991).

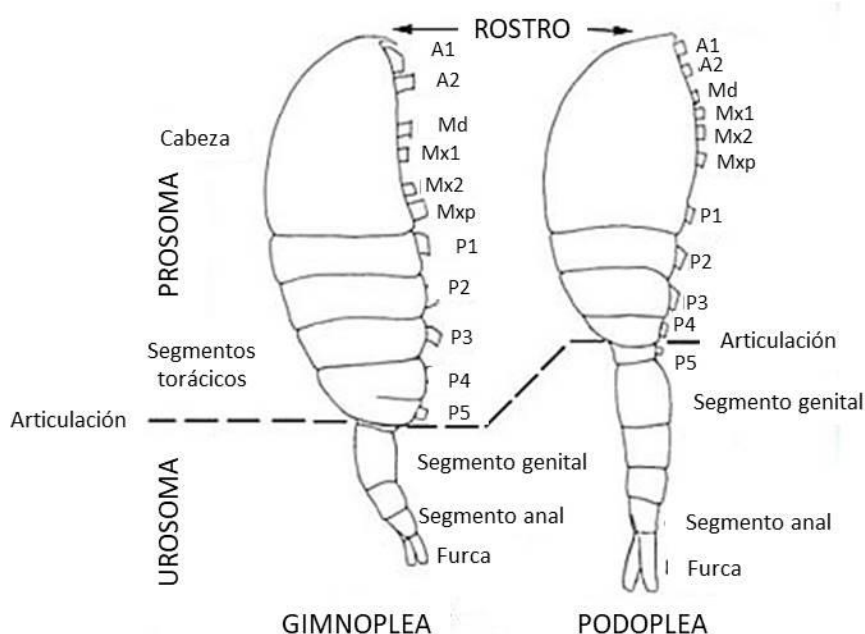


Figura 1.2. Los dos modelos básicos de tagmosis corporal de los copépodos.

A1, anténula; A2, antena; Md, mandíbula; Mx1, maxílula; Mx2, maxila; Mxp, maxilipedio; P1–P5, patas natatorias 1 a 5. Adaptado de:

<http://www.lucioesce.net/copepods/intro.htm>.

Después de los nematodos, los harpacticoideos son usualmente los animales meiobentónicos más abundantes en las muestras marinas (Giere 2009), pero tienden a ser dominantes en sedimentos con granos gruesos (Huys *et al.* 1996). Son intolerantes a condiciones anaeróbicas y por esta razón están confinados a las capas oxigenadas del sedimento, usualmente hasta 1 cm en los sedimentos barrocos, pero pueden llegar a los 50-100 cm de profundidad en la arena de las playas de alta energía (Huys *et al.* 1996).

Sus cuerpos uniformemente metaméricos y sus apéndices cortos favorecen los movimientos rápidos a través de los intersticios del sedimento (Giere 2009). Se alimentan de materia orgánica, detritos, pequeños organismos autótrofos o heterótrofos como microalgas y ciliados, materia orgánica disuelta y algunos recursos como moco y otras secreciones (Huys *et al.* 1996). Han recibido atención por su importante rol en la descomposición de materia vegetal en las planicies de marea, contribuyendo a la

aceleración de los ciclos del carbono, fósforo y nitrógeno (Lillebø *et al.* 1999). Pequeños y medianos componentes de la macrofauna, como camarones, cangrejos y pequeños peces, controlan la densidad de estos copépodos, tanto por depredación o disturbio, como por competencia por el alimento (Kahan *et al.* 1981; Martinetto *et al.* 2005; Ólafsson & Moore 1992).

Morfología del orden Harpacticoida

(texto basado en el trabajo de Huys *et al.* 1996)

Tienen típicamente forma lineal, con el prosoma ligeramente más ancho que el urosoma y con el cuerpo disminuyendo en ancho gradualmente hacia el extremo posterior. La tagmosis es podoplea. El prosoma está dividido en dos regiones. La anterior es el cefalosoma, cubierto por un escudo cefálico continuo formado por la fusión de los tergitos de los cinco somitos que llevan los cinco apéndices de la cabeza y el somito que lleva los maxilipedios. Sin embargo, en la mayoría de los harpacticoides, el somito que lleva el primer par de patas natatorias también está fusionado al cefalosoma y forma el cefalotórax. Posterior al cefalotórax hay tres prosomitos libres (a veces llamado somitos torácicos libres o metasoma) que llevan desde el segundo al cuarto par de patas natatorias. En los grupos de harpacticoides en los que el somito que lleva el primer par de patas natatorias no se fusiona al cefalosoma, hay cuatro prosomitos libres. El urosoma comprende un somito anterior —que lleva el quinto par de patas— y otros cinco somitos, a menudo llamados “abdomen”.

En los machos todos los urosomitos están separados, pero en las hembras el segundo y el tercer urosomitos se encuentran fusionados y forman un somito genital doble. El último urosomito o somito anal, en el que abre el ano medialmente, sea en posición dorsal o ventral, lleva dos ramas caudales posteriores (ramas furcales).

Las extremidades o la superficie del cuerpo están ornamentadas con diversas estructuras. Las setas, que son flexibles, son similares a las espinas, que son rígidas, ya que ambas están insertas en un orificio que atraviesa el tegumento; cada una tiene un núcleo central hueco y su posición es constante para cada especie y sexo. Las sétulas y espínulas nacen de la superficie externa del tegumento y, cuando se cortan, dejan una pequeña cicatriz (no un hueco como en el caso de las setas y espinas). Las espinas y setas pueden tener una o más hileras de sétulas o espínulas (pínulas) y, por lo tanto, pueden describirse como unipinadas, bipinadas, tripinadas o multipinadas. Las setas que tienen pínulas como pelos son comúnmente descritas como plumosas.

La superficie del cuerpo (a excepción del penúltimo somito) está cubierta a menudo por diminutas sensilas, que son filamentos finos como pelos que se proyectan a través de la cutícula, y otros elementos tales como poros, microespínulas y microsétulas. Los somitos y los segmentos que llevan las extremidades están articulados unos con otros por una membrana artrodial flexible, ornamentada con un fleco hialino somático o

apendicular, respectivamente. Estos flecos, particularmente el fleco hialino somático, son de gran importancia taxonómica en algunas familias (por ejemplo, Ectinosomatidae) y no deben ser confundidos con hileras de espínulas en el borde posterior del somito.

El cefalosoma lleva seis (o siete si es un cefalotórax) pares de apéndices: anténulas, antenas, mandíbulas, maxílulas, maxilas y maxilipedios. Usualmente hay un rostro entre las anténulas, que es una proyección anterior del escudo cefálico. El rostro puede ser definido, cuando hay una articulación visible en la base, o indefinido, si está fusionado al escudo cefálico. Este puede variar en tamaño y forma, y a menudo lleva dos sensilas.

Las anténulas (a veces llamadas primeras antenas) tienen un máximo de nueve segmentos en las hembras y 14 segmentos en los machos. Como regla, el cuarto segmento y el segmento distal llevan un filamento sensitivo, translúcido, presumiblemente sensorial. En algunas familias y, en especial en los machos, puede haber filamentos sensitivos adicionales. A veces la posición del filamento puede estar oscurecida por una fusión secundaria de los segmentos de la anténula. En los machos, las anténulas están modificadas y cumplen una función en la reproducción, ya que con estas el macho se aferra a la hembra cuando aún es inmadura y la sostiene hasta que muda a adulto y finalmente ocurre la fecundación. Las anténulas en los machos son siempre geniculadas. Se distinguen tres tipos: las anténulas haplóceras están débilmente modificadas, con el segmento medio ligeramente hinchado, y tienen un número variable de segmentos después de la geniculación; en las subquiróceras, el segmento medio está más hinchado y hay dos segmentos después de la geniculación; y en las anténulas quiróceras —las más modificadas— usualmente llevan un segmento extremadamente hinchado, con una pared engrosada y un único segmento después de la geniculación. El término *acrothek* indica la estructura setal trífida típicamente encontrada en el margen apical del segmento distal de la anténula (Huys & Iliffe 1998).

Las antenas (a veces llamadas segundas antenas) tienen un protópodo bisegmentado (coxa y base) y son birrameas, con un exópodo y un endópodo. La coxa es usualmente pequeña, sin armadura; a menudo está ausente o fusionada a la base. El exópodo tiene un máximo de ocho segmentos, pero usualmente no más de cuatro; raramente es tan largo como el endópodo y en algunas especies está completamente ausente. El endópodo es trisegmentado o bisegmentado. En muchas especies, la base y el segmento proximal del endópodo están parcial o completamente fusionados,

formando una alobase. La parte distal del endópodo usualmente lleva varias setas geniculadas.

La abertura oral está bordeada anteriormente por el labro, posteriormente por un par de paragnatos y lateralmente por las mandíbulas. En muchas especies el labro está decorado con numerosas espínulas o sétulas, aunque puede ser liso.

Las mandíbulas también tienen un protópodo bisegmentado y son birrameas. La coxa es proximal, masiva y tiene un borde cortante o gnatobase con dientes y dos setas en la esquina dorsal como máximo. La base tiene un máximo de cuatro setas internas y lleva un endópodo típicamente unisegmentado (raramente bisegmentado) y un exópodo con un máximo de cuatro segmentos. Una reducción en ambas ramas, pero usualmente en el exópodo, puede resultar en un palpo mandibular unirrameo y unisegmentado.

Todas las extremidades posmandibulares tienen un protópodo trisegmentado, con precoxa, coxa y base.

Las maxíbulas tienen una precoxa desarrollada en un artrito medial (ausente en algunas formas reducidas), con numerosas espinas y setas alrededor del margen distal, y usualmente con dos setas en la superficie anterior. La coxa lleva un coxoendito y un epipodito incorporado a la coxa, que lleva un máximo de cinco setas. La base lleva dos basoenditos (a menudo fusionados), un exópodo unisegmentado y un endópodo.

Las maxilas son unirrameas (el exópodo está ausente) y la precoxa y la coxa, que en su estado plesiomórfico llevan dos enditos cada una, están fusionadas en una sincoxa. En la mayoría de los harpacticoideos, la base y el segmento proximal del endópodo están fusionados formando una alobase, que tiene un endito, a menudo transformado en una garra curva. El número y la fórmula setal de los enditos maxilares pueden estar reducidos secundariamente. El endópodo tiene como máximo cuatro segmentos.

Los maxilipedios varían considerablemente según los órdenes. La precoxa y la coxa están fusionadas, formando una sincoxa bien desarrollada. Tanto la sincoxa como la base tienen espinas y setas a lo largo del margen interno. El endópodo es bisegmentado en estado plesiomórfico, pero esta condición se encuentra en pocas familias. En la mayoría de ellas, en cambio, el endópodo es unisegmentado o está reducido a un vestigio con una garra endopodal gruesa. Este tipo de maxilipedios se conoce como subquelado o prénsil. En algunas familias, como Ectinosomatidae, el maxilipedio es trisegmentado, no prénsil, largo y estrecho, y se conoce como

estenopodial. Si el maxilipedio no prénsil es ancho y con forma de hoja, se lo conoce como filopodial.

Los primeros cuatro pares de patas natatorias (pereiópodos P1-P4) son básicamente birrameos, con un exópodo y un endópodo. Estos tienen una precoxa pequeña (usualmente situada en la esquina externa), coxa bien desarrollada y una base con una seta o espina externa (en P1 también tiene una espina interna). Los dos miembros de cada par de patas están unidos por un esclerito intercoxal, formando una unidad funcional. Cada rama tiene como máximo tres segmentos, que se identifican con números (1-3) empezando por el segmento proximal, por lo tanto, enp-3 es el segmento distal del endópodo. Sin embargo, solo en algunas familias (por ejemplo, Ectinosomatidae) P1 tiene la forma básica trisegmentada, no prénsil. En muchas especies el endópodo o el exópodo están modificados y por esta razón P1 tiene gran importancia taxonómica.

El ordenamiento de setas y espinas de las ramas de la patas es el carácter más ampliamente usado para identificar especies. La fórmula setal denota este ordenamiento al indicar en forma tabular el número respectivo de espinas y setas (pero no espínulas o sétulas) en cada segmento de cada rama de P1 (a menos que esté muy modificada), P2, P3 y P4. El margen externo del primer y segundo segmentos casi siempre tiene una seta o espina en el exópodo, que está ausente en el endópodo, y no está incluida en la fórmula setal. Por lo tanto, la fórmula setal empieza por el segmento proximal y cuenta el número de elementos internos de cada segmento; en el segmento distal también se tiene en cuenta el número de elementos terminales y externos, en ese orden. Esto se registra primero para el exópodo y luego para el endópodo.

El quinto par de patas es básicamente birrameo y con forma de hoja, pero el endópodo y la base permanecen separados solo en unas pocas especies. En la mayoría de las especies estos dos elementos están fusionados formando un basiendópodo, en el que la parte más abaxial se prolonga en un proceso que lleva la seta basal externa. El endópodo es reconocible como lóbulo endopodal. Usualmente no hay rastro de una coxa, pero algunas especies retienen un esclerito coxal diminuto. El exópodo es unisegmentado en las hembras, pero en los machos de ciertas familias se puede encontrar un exópodo bi o trisegmentado. A menudo, los basiendópodos izquierdo y derecho están fusionados, formando un plato continuo que cruza ventralmente todo el urosoma.

El sexto par de patas es el último en ambos sexos. En los machos, cada miembro está representado, en su condición plesiomórfica, por un plato único con tres setas, de las cuales la más externa es homóloga a la seta basal externa de P5. En las hembras, el sexto par de patas es vestigial y está incorporado al aparato de cierre del atrio genital.

En muchas familias el ano abre en el somito anal protegido por un opérculo, que a menudo lleva espínulas o sétulas. Sin embargo, algunas familias (por ejemplo, Ectinosomatidae) tienen un somito anal dividido profundamente en sentido longitudinal y carecen de un verdadero opérculo, pero han desarrollado un pseudopérculo a partir de un crecimiento del borde posterior del penúltimo somito.

Las ramas caudales suelen sufrir modificaciones sustanciales. Sin embargo, se puede reconocer un patrón básico de siete setas caudales (tres laterales, una dorsal y tres terminales). La seta accesoria anterolateral (I) a menudo está reducida o ausente, frecuentemente ubicada cerca de la seta anterolateral (II). La posterolateral (III) se encuentra en la esquina externa subdistal. La seta externa terminal (IV) y la interna terminal (V) típicamente tienen una articulación cerca de la base. La seta accesoria terminal (VI) está situada en la esquina interna subdistal. La seta dorsal (VII) es casi siempre triarticulada en la base. La posición relativa de estas setas es variable.

Los machos son a menudo más pequeños que las hembras, pero también se distinguen por la estructura de las anténulas, el somito genital y P5 (que es más pequeña y menos ornamentada que en la hembra). Adicionalmente puede haber dimorfismo sexual en otras partes del cuerpo, como las patas natatorias.

Las descripciones taxonómicas contenidas en esta tesis responden a estas definiciones y precisiones terminológicas.

Objetivos

El objetivo general de este trabajo es caracterizar la fauna de copépodos presentes en sedimentos intermareales del estuario de Bahía Blanca, como miembros subdominantes de las comunidades bentónicas, y aportar información ecológica de esta taxocenosis.

Los objetivos específicos son:

- Identificar los copépodos intersticiales más comunes en la playa de Arroyo Pareja, en la costa norte del estuario de Bahía Blanca.
- Registrar las condiciones de temperatura, salinidad y pH simultáneas con la exploración de la taxocenosis de harpacticoideos del sitio elegido.
- Detectar las diferencias estacionales en la composición y abundancia de harpacticoideos intersticiales en las muestras obtenidas a lo largo de un año.

2

Metodología

Caracterización del ambiente

La Bahía Blanca es uno de los estuarios más importantes de la Argentina, dado que en él se localiza el principal sistema portuario de aguas profundas del país. Sobre su margen norte se ubican un puerto militar (Puerto Belgrano), así como los puertos comerciales Coronel Rosales, Ingeniero White, Galván y Cuatrerros. En la misma costa se asientan industrias frigoríficas y petroquímicas, una central termoeléctrica, y vuelcan allí sus efluentes cloacales las ciudades de Bahía Blanca y Punta Alta (Perillo 1994).

La Bahía Blanca es un estuario, por ser un cuerpo de agua costero semicerrado que se extiende hasta el límite efectivo de la influencia de la marea; el agua salada que ingresa por su conexión libre con el mar abierto es diluida por el agua dulce derivada del drenaje terrestre y sustenta especies biológicas eurihalinas, al menos en una parte del ciclo de vida. Se considera un ambiente semicerrado porque sus bordes, bien definidos, y el fondo influyen considerablemente sobre la dinámica del ambiente (Perillo 2007).

La marea es un elemento dinámico esencial en este ambiente e introduce cambios en la descarga fluvial, así como en la dinámica de los sedimentos. Cuando el agua salada se diluye (aportes fluvial, pluvial y de napas freáticas) se crea un gradiente lo suficientemente grande, que desencadena la circulación gravitacional de las masas de agua (Melo 2007).

Las zonas costeras son amplias. El régimen de mareas es semidiurno, es decir con dos bajantes y dos crecientes al día. La acción del océano sobre la franja costera tiene su principal origen en el oleaje y las corrientes de marea. Su magnitud depende de numerosos factores, como la intensidad de la energía marina (olas y corrientes), la resistencia a la erosión que presentan los materiales costeros y la magnitud del aporte de materiales terrígenos al sector costero a través de los cursos de agua y vientos.

El estuario de Bahía Blanca posee configuración triangular, con los canales mayores orientados en dirección NO-SE. Estos canales se denominan: Principal, Bermejo, Bahía Falsa, Bahía Verde y Brightman. Dos tributarios, ubicados sobre la

costa norte, son esencialmente los que aportan agua dulce al sistema. El más importante es el Río Sauce Chico que desemboca en la cabecera del estuario. El arroyo Napostá Grande desemboca a 1 km del puerto de Ingeniero White. Por el sector sur, los escasos aportes hídricos se originan de los canales de riego del Río Colorado (Cuadrado *et al.* 2007). Una serie de pequeños tributarios incorporan agua al escurrimiento solo durante precipitaciones locales, mientras que el resto del tiempo estos tributarios se comportan como canales de marea.

Los caudales de descarga anual promedio para el Sauce Chico es de $1,5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, y para el Napostá Grande de $0,5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, presentando esporádicamente picos de descarga que van de los 10 a los $45 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Hay evidencias de aportes de agua dulce sub-superficial, pero existe poca información al respecto y hasta el momento no se pudo cuantificar su importancia (Perillo *et al.* 2007).

La salinidad media del estuario presenta un crecimiento exponencial desde la cabecera, donde descarga el río Sauce Chico, hasta la parte media, donde se produce un mínimo local por la descarga del Napostá Grande y de la cloaca de Bahía Blanca, que alcanza los $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Claramente, la descarga de los efluentes cloacales es un aporte de agua dulce significativo para este ambiente. El agua de este estuario presenta una salinidad promedio de 30 ups, que es característica del agua de mar, evidenciando que, si bien hay un gradiente de salinidad y mínimos locales estacionales, este ambiente está globalmente dominado por condiciones marinas (Piccolo & Perillo 1990).

El oxígeno disuelto se encuentra siempre cercano al valor de saturación, debido a las fuertes corrientes de marea.

En el canal principal la temperatura media anual en la superficie del agua es de 13°C , variando entre $21,6^\circ\text{C}$ en verano y $8,5^\circ\text{C}$ en invierno.

En 1981 se estimó que la superficie total del estuario era de 2.300 km^2 , correspondiendo solo 410 km^2 a zonas permanentemente emergidas (islas), 1.150 km^2 al sector intermareal y 740 km^2 al área submareal (Montesarchio & Lizasoain 1981).

El estuario se divide en tres sectores (Espósito 1986): exterior, medio e interior (Figura 2.1). En la porción externa del estuario se observan planicies de marea separadas del mar por barreras de arena. Extensas planicies de marea y algunas marismas salinas son los rasgos dominantes de la porción interna. Entre estos dos sectores, la porción media se caracteriza por amplias áreas intermareales.

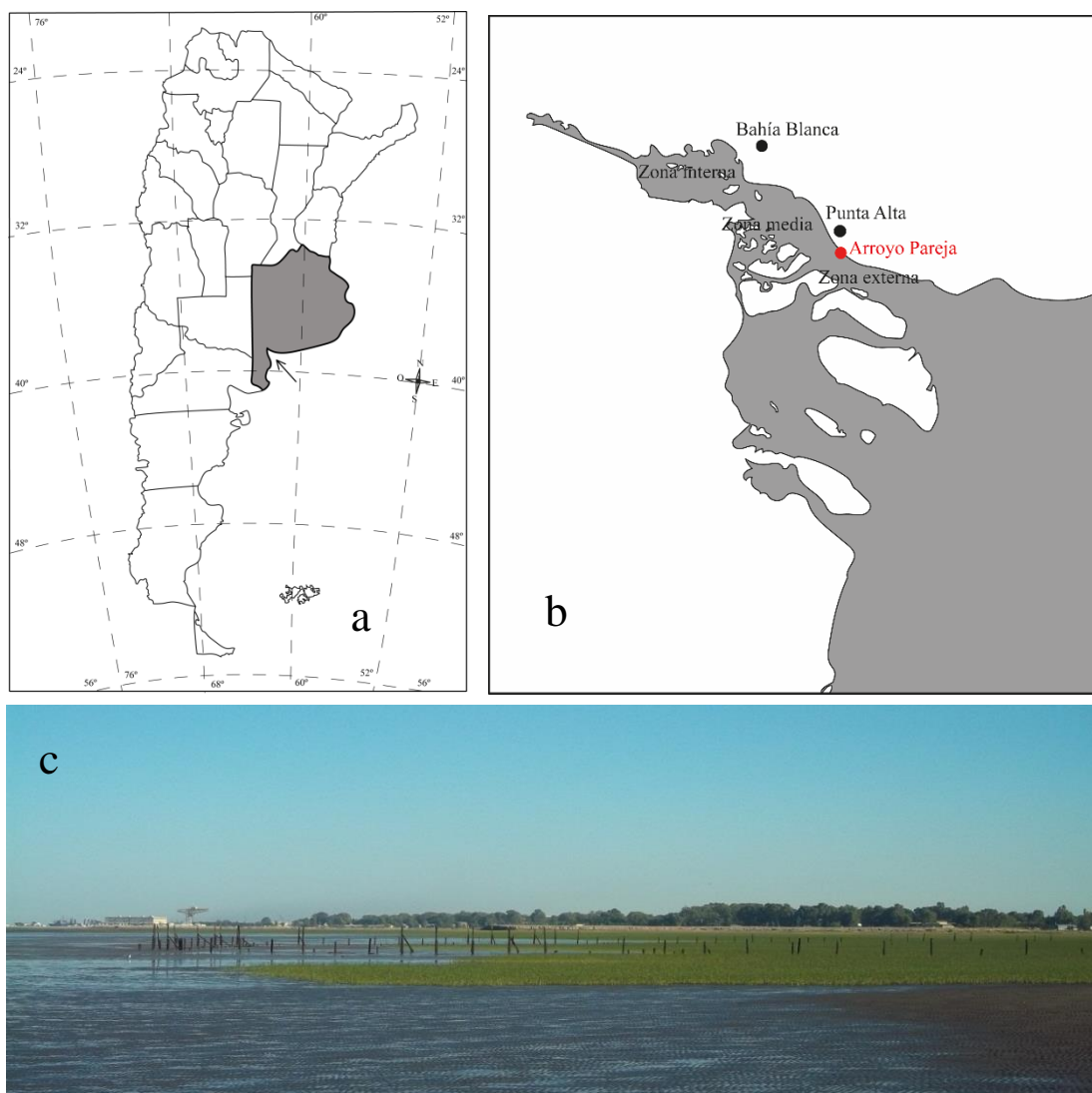


Figura 2.1. Posición y paisaje del sitio de muestreo (Arroyo Pareja, estuario de Bahía Blanca): a, ubicación de la provincia de Buenos Aires y del estuario (flecha); b, zonas del estuario y posición de la playa Arroyo Pareja; c, espantillar costero de Arroyo Pareja.

En la composición sedimentaria son dominantes las fracciones mediana (arenas de entre 2 mm y 0,062 mm) y fina (materiales cohesivos de menos de 0,062 mm, como limo y arcilla), con valores promedio de 36 % de limo, 34 % de arcilla, 25 % de arena y 5 % de grava (> 2 mm) (Gelós *et al.* 2007). La fracción arenosa predomina hacia la zona externa, en canales, bancos, playas y médanos costeros. La fracción fina prevalece en la zona interior del estuario, en las planicies de marea y canales interiores, así como en el sedimento en suspensión (80 a 90 mg L⁻¹) (Elías 1985), que le dan a la columna de agua su característica turbidez (Perillo 2007).

Las planicies de marea y las marismas del estuario de Bahía Blanca poseen un sustrato característicamente fino, de fuerte cohesión y muchas veces están densamente

cubiertas por el “espartillar” (comunidad de *Spartina* y *Sarcocornia*) y “cangrejales” (comunidad de *Neohelice granulata*), mientras que las playas presentan sustratos de tamaño medio a grueso, variando localmente el porcentaje de cada fracción dominante.

La localidad de muestreo, el balneario Arroyo Pareja, se encuentra sobre la costa norte del estuario y fue elegida por sus características físicas, así como por su fácil acceso por caminos vecinales, lo que posibilitó el rápido transporte de las muestras al lugar donde fueron procesadas.

Esta playa se ubica a 38° 54' 48,26" de latitud Sur y 62° 4' 25,55" longitud Oeste. Es el balneario municipal del área urbana de la ciudad de Punta Alta, en el partido de Coronel de Marina Leonardo Rosales. Se encuentra en la parte más externa de la porción media del estuario. El sustrato es limoso-arcilloso con valores promedio de 87 % de lodo y 13 % de arena y no hay evidencia de acumulación neta de sedimentos (Pratolongo *et al.* 2010). Un paisaje mayoritariamente homogéneo se alterna con parcelas de *Spartina alterniflora* Loisel, que representa la vegetación dominante en la zona intermareal (Calvo-Marcilese & Pratolongo 2009) (Figura 2.1c). El macrobentos está dominado por una asociación de *Laeonereis acuta* Treadwell, 1923 (Annelida, Nereididae) y *Heleobia australis* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Cochliopidae) (Elías 1985; Elías & Bremec 1986). Esta playa es frecuentada durante todo el año por pescadores y practicantes de deportes acuáticos. Al mismo tiempo, y sobre todo durante los meses de primavera y verano, recibe una importante afluencia de bañistas.

Campañas

Se realizaron doce campañas entre el 9 de abril de 2014 y el 19 de marzo de 2015, tomando cinco muestras de sedimento cada vez, a partir de las cuales se registró el número de ejemplares adultos del orden Harpacticoida (Tabla 2.1). Las muestras se tomaron al azar durante marea baja, en la zona media de la playa mesolitoral, en parches dominados por *Spartina alterniflora*.

El sedimento se extrajo con *corers* plásticos de 3 cm de diámetro (7,07 cm²) y 4,5 cm de alto, debidamente rotulados, que se almacenaron y transportaron refrigerados al Laboratorio de Zoología de Invertebrados I de la Universidad Nacional del Sur para su procesamiento.

Paralelamente, en cada campaña, se excavó un pozo del que se extrajo agua para medir tres variables físico-químicas con un multisensor HORIBA U10: temperatura, pH y salinidad (como función de la conductividad) (Figura 2.2a).

Tabla 2.1. Cronograma de las campañas mensuales

| Nº de muestreo | Fecha |
|----------------|-------------------------|
| 1 | 9 de abril de 2014 |
| 2 | 12 de mayo de 2014 |
| 3 | 9 de junio de 2014 |
| 4 | 10 de julio de 2014 |
| 5 | 20 de agosto de 2014 |
| 6 | 8 de septiembre de 2014 |
| 7 | 27 de octubre de 2014 |
| 8 | 17 de noviembre de 2014 |
| 9 | 3 de diciembre de 2014 |
| 10 | 29 de enero de 2015 |
| 11 | 24 de febrero de 2015 |
| 12 | 19 de marzo de 2015 |

Procesamiento de las muestras

La fijación se hizo con formol al 4 %. La separación de los harpacticoideos fue por elutriación/decantación, con tamices de 40, 125 y 225 μm de diámetro (Higgins & Thiel 1988). El material extraído se colocó en cápsulas de Petri y, bajo lupa binocular, se separaron los harpacticoideos de la fauna acompañante (Figura 2.2b), para luego contar los ejemplares de cada morfotipo presente y registrar la cantidad de hembras ovígeras.

La determinación taxonómica se realizó bajo un microscopio óptico Bausch & Lomb, usando el método de montaje en *sandwich* (Huys & Boxshall 1991) (Figura 2.2c, d) y las claves de Huys *et al.* (1996) y Wells (2007) como primer paso.

Los dibujos del hábito de los individuos de una nueva especie se realizaron bajo el microscopio, por el método de montaje en *sandwich*. Luego se realizó la disección en glicerina o ácido láctico, bajo lupa binocular. Los apéndices fueron montados en glicerina o lactofenol, fotografiados y dibujados bajo microscopio óptico con objetivo de inmersión (x1000). Los preparados fueron sellados con pintura de uñas transparente.

Análisis de datos

Todos los análisis estadísticos se hicieron sobre los conteos totales de las muestras, pero los resultados de densidad se expresan en individuos. 10 cm^{-2} , que es la unidad usual en este tipo de trabajos.

La diversidad del conjunto de harpacticoideos se evaluó mediante el índice de Shannon-Wiener, usando logaritmos naturales: $H' = -\sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N} \ln \left(\frac{n_i}{N} \right) \right)$, donde s es el número de especies en la muestra, n_i es el número de ejemplares adultos de la especie i , y N es el número total de ejemplares adultos en la muestra.

El número efectivo de especies se definió como $NEE = \exp(H')$. La diversidad máxima se calculó como $H_{\max} = \ln(s)$, donde s es el número de especies registradas en cada fecha. La equitatividad fue calculada como $E = H'/H'_{\max}$.

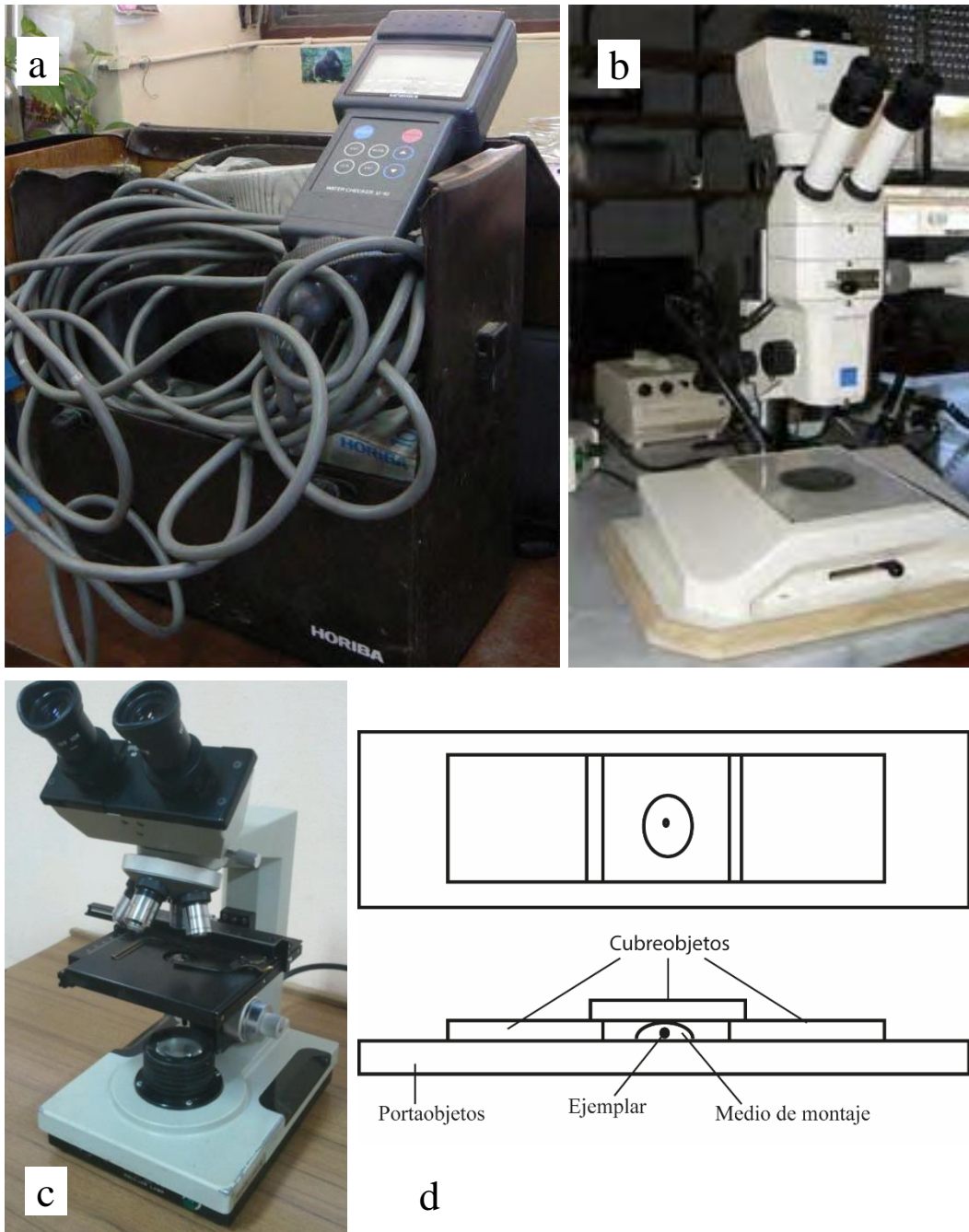


Figura 2.2. a, multisensor HORIBA U 10, para registro de variables físicoquímicas del ambiente; b, estereomicroscopio Zeiss; c, microscopio óptico Bausch & Lomb; d, esquema del método de montaje en *sandwich*.

Abreviaciones usadas en el texto

ae: filamento sensitivo

A1: anténula

A2: antena

benp: basiendópodo

exp: exópodo

enp: endópodo

exp-1, *exp-2*, *exp-3*: segmentos proximal, medio y distal del exópodo

enp-1, *enp-2*, *enp-3*: segmentos proximal, medio y distal del endópodo

P1-P6: primer a sexto pereiópodos o patas natatorias

3

Descripción de *Halectinosoma parejae*, con una clave de las especies que tienen un patrón inusual en la fórmula setal de las patas¹

Esta especie fue numéricamente dominante en la mayoría de los muestreos, representando el 68,8 % del total de ejemplares recolectados (Figura 1.1) a lo largo del año. Por tal motivo era prioritaria su identificación taxonómica que constituyó un desafío particularmente difícil. En efecto, pertenece a un género con numerosas especies nominales, muchas de ellas insuficientemente descritas, otras que son especies dudosas y muchas asignadas erróneamente (Bodin 1964; Bodin 1979; Borutzky 1972; Coull 1986; Itô 1973; Miura 1964; Moore 1974; Nicholls 1939; Oloffson 1917; Scott T. 1903; Wells 1961; Wells 1967). Si bien pronto se llegó a la conclusión de que el material de Bahía Blanca no coincidía con ninguna especie conocida, también fue evidente que no se podía describir una especie más sin al menos tratar de ordenar en parte ese complejo panorama taxonómico.

Halectinosoma parejae Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 pertenece a un grupo de especies que tienen fórmulas setales diferentes a las de la mayoría de las descritas. Para ellas se elaboró una clave dicotómica que, además de permitir una identificación fundamentada, sirve de comparación detallada de la nueva especie.

Asimismo, la consulta de toda la bibliografía mundial sobre este género y el examen del material depositado en el *Natural History Museum* de Londres permitieron aclarar la posición taxonómica de varias especies problemáticas y elaborar una clave actualizada de los géneros de la familia Ectinosomatidae, que se agrega como anexo de este capítulo.

Taxonomía de la familia Ectinosomatidae Sars, 1903

Los miembros de esta familia habitan típicamente sedimentos marinos poco profundos, aunque algunos géneros, como *Bradya* Boeck, 1873, también están representados en

¹ Este capítulo dio lugar al trabajo publicado por Sciberras *et al.* (2017), durante la elaboración de esta tesis.

sedimentos de gran profundidad. Si bien los ectinosomátidos a menudo alcanzan altas densidades y suelen ser miembros dominantes de las comunidades meiobentónicas, tanto en sedimentos barrosos como arenosos (Boxshall & Halsey 2004), también han colonizado otros ambientes. Por ejemplo, dos especies del género *Microsetella* Brady & Robertson, 1873 están ampliamente distribuidas como integrantes del zooplancton marino (Boxshall 1979), mientras que los géneros *Pseudectinosoma* Kunz, 1935, *Rangabradya* Karanovic & Pesce, 2001 y *Arenosetella* Wilson, 1932 tienen representantes en agua dulce (Boxshall & Halsey 2004). Tanto la gran diversidad conocida de esta familia, como el hecho de que las diferencias entre especies y géneros suelen ser sutiles y que las pequeñas piezas bucales dan información diagnóstica importante, suman una gran dificultad a la taxonomía de los Ectinosomatidae Sars, 1903 (Huys *et al.* 1996).

Halectinosoma Vervoort, 1962, con 68 especies válidas, es uno de los más diversos entre los 22 géneros válidos incluidos en esta familia (Apostolov 2011; Kihara & Huys 2009). Ha sido extensamente estudiado, con tres revisiones recientes. Clément & Moore (1995) resolvieron los problemas taxonómicos del grupo de especies de *Halectinosoma* morfológicamente similares a *H. sarsi* (Boeck, 1873). A ese trabajo, le siguió la revisión del grupo de *Halectinosoma herdmani* (Scott T. & Scott A., 1896), con una clave para la identificación de las hembras de este complejo de especies (Clément & Moore 2000). Finalmente, en un tercer trabajo, Clément & Moore (2007) se enfocaron en la descripción de especies nuevas del Atlántico Norte y regiones árticas. A pesar de estas contribuciones masivas a la taxonomía del género, se sabe que existen muchas especies que aún no han sido descritas.

Al igual que en Bahía Blanca, *Halectinosoma* domina muchas taxocenosis de harpacticoideos marinos y, sin embargo, las identificaciones específicas suelen ser muy dificultosas, sobre todo por la cantidad de descripciones inadecuadas en términos modernos, ya que no permiten identificaciones seguras. Por esta razón, la identificación del material proveniente de localidades geográficas muy distantes de las que fueron estudiadas por especialistas debe ser tratada siempre con prudencia.

El género se cita como omnipresente y de distribución cosmopolita, pero hay muy pocos registros para Sudamérica, y solo dos se pueden considerar fiables.

Rouch (1962) describió *Ectinosoma* (*Halectinosoma*) *arenicola* Rouch, 1962 para playas arenosas de Recife, estado de Pernambuco, Brasil. Esta especie fue transferida al género *Halectinosoma* por Lang (1965) y luego fue reportada para una playa arenosa de

Kyushu, en el sudeste de Japón (Itô 1973). Sin embargo, la validez de este registro fue cuestionado (Clément & Moore 2000).

Recientemente, Suárez-Morales & Fuentes-Reinés (2015) describieron una nueva especie, *H. arangureni*, proveniente de Laguna de Navío Quebrado, un sistema de lagunas costeras salobres en el noreste de Colombia.

El registro de *H. finmarchicum* (Scott T., 1903) de Coroa do Avião en el Estado de Pernambuco (Wandeness *et al.* 1998) es dudoso. Clément & Moore (2000) demostraron que la descripción original de *H. finmarchicum* causó una gran confusión porque se basó en especímenes de dos especies diferentes, razón por la que sugirieron considerar a *H. finmarchicum* como *species inquirenda*.

Otros registros dudosos del Estado de Pernambuco son los de *Halectinosoma oblongum* Kunz, 1949 de Ilha de Itamaracá (Gomes 2002) y del estuario Rio Formoso (Vasconcelos 2003). Esta especie fue descrita originalmente para Heligoland (Kunz 1949), pero en vista de las pequeñas diferencias que separan muchas de las especies de *Halectinosoma* no se puede asumir que especímenes de Alemania y Brasil sean conespecíficos. De igual modo, otros registros de *Halectinosoma* para las costas de Pernambuco (Santos *et al.* 1998, 2000; Souza-Santos *et al.* 2004) también requieren verificación.

George & Schminke (1999) reportaron especies no identificadas de *Halectinosoma* del Estrecho de Magallanes y Canal de Beagle, en el sur de Chile. Rocha *et al.* (2011) diferenciaron no menos de diez especies putativas provenientes de la zona litoral norte de São Paulo, Brasil. Nogueira *et al.* (2015) enumeraron varios harpacticoideos asociados con tres miembros del género de corales pétreos *Mussismilia* Ortmann, 1890, incluyendo tres especies no identificadas de *Halectinosoma*, pero es bastante improbable que sean asociaciones genuinas con estos corales endémicos brasileiros (Huys 2016).

El material de *Halectinosoma* del estuario de Bahía Blanca estudiado en esta tesis correspondió a una especie nueva para la ciencia. Aquí se describen ambos sexos, con detalle de todos los caracteres que actualmente se consideran necesarios para una identificación certera.

Morfología sinóptica de la familia Ectinosomatidae

(texto basado en el trabajo de Boxshall & Halsey 2004):

Cuerpo con dos formas típicas: fusiforme con cefalotórax subtriangular, o bien cilíndrico con cefalotórax subrectangular; raramente con prosoma aplanado en sentido dorsoventral. Límite entre prosoma y urosoma generalmente inconspicuo. Prosoma con cuatro segmentos, ya que el cefalotórax lleva incorporado el primer somito pedígero. Tres somitos pedígeros libres. En la hembra el urosoma tiene cinco segmentos, comprendiendo el quinto somito pedígero, el somito genital doble y tres somitos abdominales libres. Somito anal a veces con una ornamentación conspicua alrededor de la abertura anal; aparato genital con dos aberturas genitales localizadas ventralmente en el somito genital doble; poro copulador ubicado en la línea media ventral, por detrás de las aberturas genitales. En el macho el urosoma tiene seis segmentos, comprendiendo el quinto somito pedígero, el somito genital y cuatro somitos abdominales libres. Aberturas genitales pares, localizadas ventrolateralmente en el borde posterior del somito genital, que es funcional solo de un lado. Ramas caudales cilíndricas, a veces con procesos espinosos dirigidos posteriormente; con siete setas.

Rostro típicamente bien desarrollado e indefinido. Ojo naupliar presente. Anténula con cinco a ocho segmentos en la hembra; filamento sensitivo típicamente presente en el tercer segmento. Anténula del macho débilmente haplócera. Antena birramea; con coxa y base separadas; base con o sin seta abexopodal; endópodo libre bisegmentado, con el primer segmento sin armadura y el segmento distal a menudo con dos elementos subapicales y seis o siete elementos terminales, que representan la armadura del segundo y tercer segmentos respectivamente; exópodo usualmente con dos o tres segmentos; el segmento distal lleva como máximo tres setas terminales, sin setas laterales. Mandíbula con gnatobase bien desarrollada; el palpo comprende la base, con cuatro setas como máximo y las ramas son unisegmentadas (raramente el exópodo está ausente). Maxílula con un artrito precoxal pequeño que lleva cuatro o cinco elementos; coxa con un endito que lleva una seta o carece de armadura, y epipodito coxal ausente; base con un grupo distal de cinco o seis setas, con las dos ramas unisegmentadas y visibles o bien con una o las dos ramas incorporadas a la base, y fórmula setal variable. La sincoxa de la maxila tiene tres enditos como máximo (fórmula setal: 4, 0/2, 2/3 elementos); alobase bien desarrollada, usualmente tan larga como la sincoxa, con cuatro elementos visibles como máximo; en algunos géneros la alobase está en ángulo recto

con respecto a la sincoxa (maxila geniculada); endópodo corto distal, con uno a tres segmentos. Maxilipedio típicamente estenopodial, con tres segmentos; sincoxa con dos setas como máximo; base sin armadura; endópodo unisegmentado, usualmente con cuatro setas; raramente el maxilipedio es semiestenopodial, con segmentos aplanados y la base fusionada al endópodo.

P1-P4 unidas por escleritos intercoxales, birrameas, típicamente con ramas con tres segmentos; endópodo de la primera pata prénsil en algunos géneros.

Quinto par de patas con el lóbulo externo del basiendópodo bien desarrollado; exópodo separado o fusionado; esclerito intercoxal ausente; típicamente con dos setas en el lóbulo endopodal. Exópodo unisegmentado o fusionado al basiendópodo; típicamente con tres o cuatro setas, una de las cuales a menudo se encuentra en la superficie anterior (ausente en algunos géneros). Sexto par de patas representado por una placa pequeña, típicamente con dos setas en el macho, aunque raramente puede no tener armadura.

Huevos en un solo saco ventral. Dimorfismo sexual en anténulas, segmentación genital, P5 y P6.

En este capítulo se utiliza el término “línea de inserción de la seta superficial” según la definición de Clément & Moore (2000), donde se la define como una línea recta hipotética que va desde el margen distal del exópodo, a la altura de la unión entre los lóbulos medio y externo, hasta la sutura del exópodo con el basiendópodo, pasando por la seta superficial (sin tener en cuenta el lóbulo basal).

La serie tipo está depositada en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Buenos Aires, Argentina; y en el Natural History Museum (NHMUK), Londres, Reino Unido.

Resultados

Familia **Ectinosomatidae** Sars, 1903

Género ***Halectinosoma*** Vervoort, 1962

Especie tipo: *Ectinosoma chrystalli* Scott T., 1894 (Opinión 2248; ICZN 2010)

***Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017**

Material examinado. *Holotipo*: hembra adulta disecada en ácido láctico y montada en lactofenol, en siete portaobjetos (MACN-In 40944), fecha de recolección: 9 de abril, 2014. *Paratipos depositados en MACN*: tres hembras adultas disecadas en ácido láctico y montadas en lactofenol, dos de ellas en seis portaobjetos y la otra en dos portaobjetos (MACN-In 40945), fecha de recolección: 9 de abril, 2014; diez hembras preservadas en etanol (MACN-In 40945), fecha de recolección: 9 de abril, 2014; un macho adulto disecado en ácido láctico y montado en lactofenol, en tres portaobjetos (MACN-In 40946), fecha de recolección: 9 de abril, 2014; dos machos adultos disecados en ácido láctico y montados en lactofenol, en cuatro y seis portaobjetos, respectivamente (MACN-In 40946), fecha de recolección: 12 de mayo, 2014; diez machos preservados en etanol (MACN-In 40946), fecha de recolección: 12 de mayo, 2014. *Paratipos depositados en NHMUK*: diez hembras y diez machos preservados en etanol (NHMUK-2017.48-57), fecha de recolección: 9 de abril, 2014.

Localidad tipo: Argentina, provincia de Buenos Aires; franja media de la playa mesolitoral de Arroyo Pareja (38°53'S, 62°07'W); sedimento limo-arcilloso con *Spartina alterniflora*.

Descripción de la hembra (holotipo). Largo del cuerpo 675 µm. Hábito fusiforme (Figura 3.1a). El color de los especímenes preservados es desde amarillo pálido a incoloro. Rostro cónico-triangular, aproximadamente tan largo como ancho; la demarcación original con el cefalotórax solo es discernible a ambos lados por inserciones membranosas; no se observan sensilas (Figura 3.1b). El cefalotórax se va adelgazando gradualmente y representa un tercio del largo total del cuerpo; con cuatro pares de poros dorsales y un fleco hialino plano y recto a lo largo del margen posterior (Figura 3.1a). Patrón sensilar del cefalotórax y los somitos del cuerpo como se muestra en las figuras 3.1a y 3.2a-c.

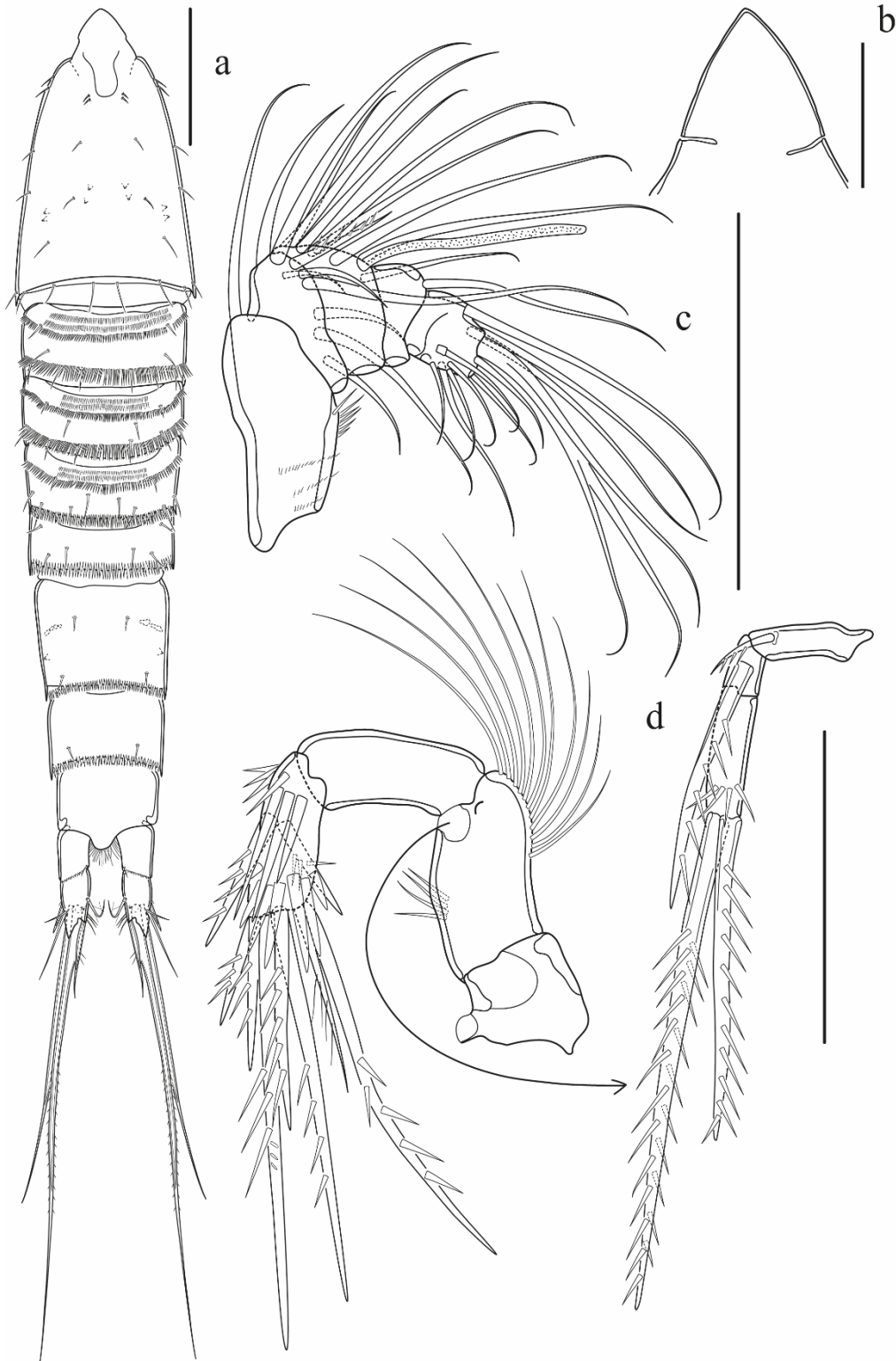


Figura 3.1. *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017, holotipo hembra: a, hábito, dorsal; b, rostro, dorsal; c, anténula, ventral; d, antena. Escalas: a, 100 μ m; b-d, 50 μ m.

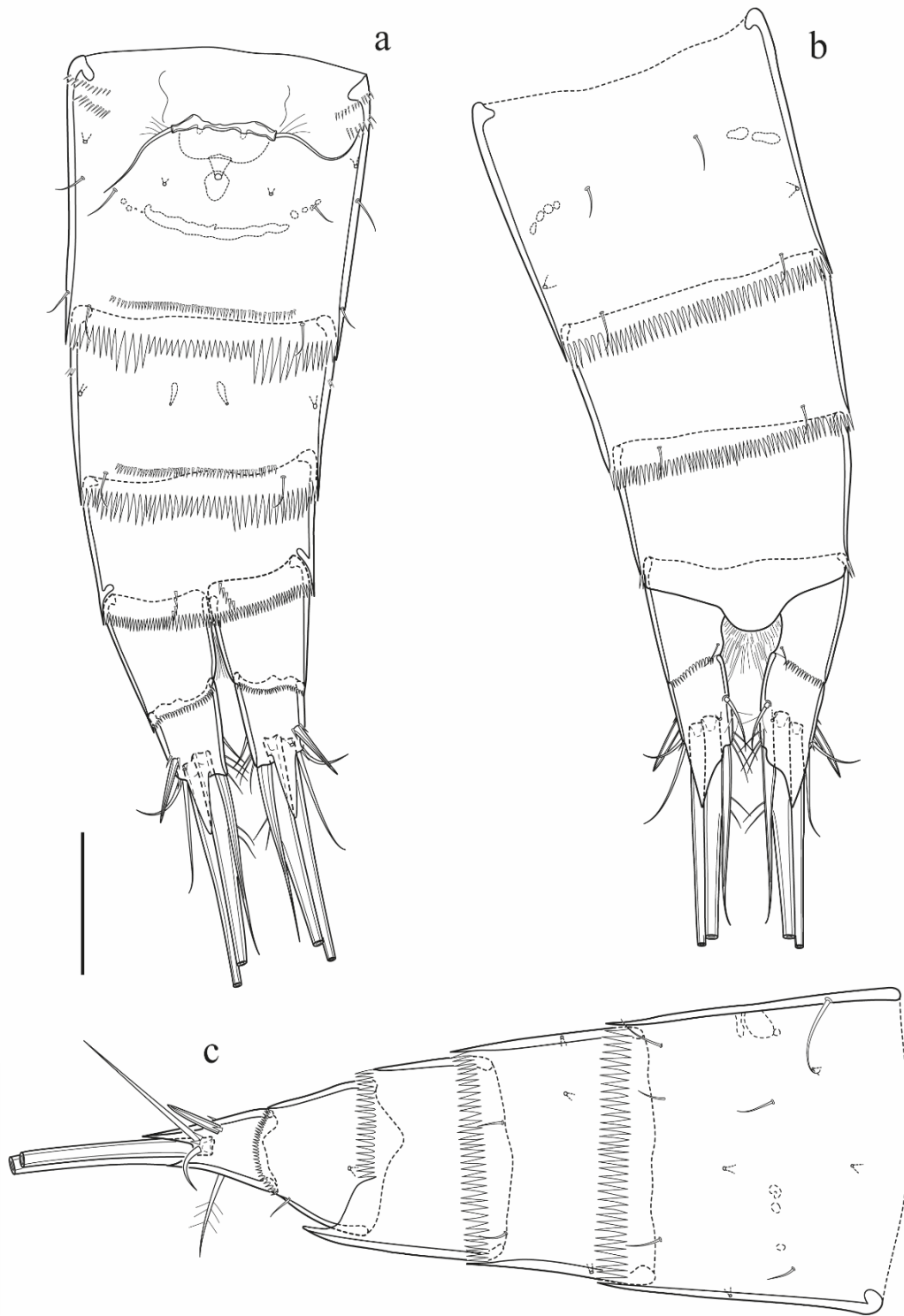


Figura 3.2: *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017, holotipo hembra: a, urosoma, ventral; b, urosoma, dorsal; c, urosoma, lateral. Escala: 50 μ m.

Los somitos que llevan P2 y P3 tienen numerosas hileras transversales de espínulas dorsalmente y un fleco hialino plano. El somito que lleva P4 tiene hileras transversales de espínulas y fleco hialino inciso. El somito que lleva P5 tiene fleco hialino inciso (Figura 3.1a). Somito genital y primer somito abdominal fusionados formando un somito doble (Figuras 3.2a-c); segmentación original marcada por sensilas y por una franja quitinosa interna transversal, ininterrumpida medioventralmente (Figura 3.2a), pero representada por pequeños parches de quitina dorsolateralmente y, en menor medida, ventrolateralmente (Figuras 3.2b-c); el número de parches es variable. Somito genital doble con un par de poros ventrales, dos pares lateroventrales y un par dorsal, hileras de diminutas espinas lateroventrales a cada lado de la abertura genital, y una hilera transversal de espínulas cerca del margen posterior ventral; fleco hialino inciso todo alrededor del somito doble, con un largo uniforme en vistas dorsal y lateral, mientras que ventralmente la parte central del fleco es más corta que las de los extremos (Figuras 3.2a-c). Segundo somito abdominal con un par ventral de poros, un par lateroventral y un par dorsal, con una hilera transversal de espínulas cerca del margen posterior ventral; fleco hialino inciso todo alrededor del somito, con la misma forma que en el somito genital doble (Figuras 3.2a-c). Penúltimo somito con hileras pares de espínulas medioventrales; margen posterior con fleco hialino inciso en posición lateroventral; sensilas ausentes en el penúltimo somito y en las superficies ventral y lateral del somito anal (Figuras 3.2a-c). Pseudopérculo bien desarrollado, sin ornamentación y ligeramente convexo (Figura 3.2b). Somito anal con una hendidura profunda medialmente; margen posterior con un fleco hialino inciso, diminuto; opérculo ausente (Figuras 3.2a-c).

Rama caudal (Figura 3.2a-c) ligeramente más larga que el ancho máximo, con siete setas. Seta I espiniforme, ubicada en la superficie ventral; con unas pocas espínulas alrededor de la base. Setas II y III delgadas, ubicadas muy cerca entre sí, saliendo de la esquina distal exterior; seta III en posición dorsal a la seta II y acompañada por unas pocas espínulas cerca de la base. Setas IV y V bien desarrolladas; la seta IV es desnuda y más corta (Figura 3.2a) que la seta V, que es bipinada. Seta VI que sale desde la esquina distal interna; bien desarrollada, tan larga como la rama caudal y el somito anal combinados; con pocas espínulas a lo largo del margen interno. Seta VII biarticulada en la base, escasamente plumosa, ubicada cerca del margen interno dorsal. El borde posterior de la rama caudal termina en un proceso acuminado, tanto dorsal como

ventralmente; margen interno de la rama caudal con pocas espínulas; superficie ventral con un poro.

Anténula (Figura 3.1c): corta, robusta, con seis segmentos; segmento apical con sutura incompleta en la superficie ventral, proveniente del margen posterior. El segmento 1 es el más largo y forma un ángulo casi recto con el segmento 2; con tres hileras ventrales de espínulas diminutas en la mitad proximal y una hilera de espínulas largas cerca de la esquina distal del margen posterior. Segmento 3 con un filamento sensitivo (largo: 32 μ m), fusionado basalmente con una seta larga. Todos los elementos de la armadura son setiformes y desnudos, excepto por una espina unipinada cerca del margen anterior del segmento 2; todas las setas son típicamente flácidas y con un poro apical (no dibujado). Fórmula setal: 1-[1], 2-[8+1 pinada], 3-[7+(1+ae)], 4-[1], 5-[10+*acrothek*]. El *acrothek* consiste en tres setas largas hinchadas, fusionadas en la base formando un pequeño pedestal.

Antena (Figura 3.1d): coxa bien desarrollada, sin ornamentación. Base más larga que ancha; margen externo con una hilera corta de espínulas gruesas; mitad distal del margen abexopodal con una hilera de setas largas y rígidas, que incrementan en largo hacia el endópodo; la inserción del exópodo está localizada distalmente, cerca del límite con el endópodo. Endópodo bisegmentado. El enp-1 es el más largo, sin armadura y sin ornamentación. Enp-2 con unas pocas espínulas gruesas cerca de la esquina proximal interna y dos hileras superficiales de espínulas muy largas; la armadura lateral consiste en dos espinas cortas pinadas; la armadura distal consiste en seis espinas pinadas de diferentes largos, de las cuales la más externa está fusionada en la base a una seta escasamente plumosa. Exópodo largo, que llega más allá del margen distal del enp-2; con tres segmentos; exp-1 formando virtualmente un ángulo recto con los segmentos restantes; exp-1 alargado, casi tan largo como el exp-3 y con una espina corta unipinada en el cuarto distal; exp-2 ligeramente más largo que ancho, con una espina unipinada gruesa; exp-3 con una hilera de espínulas en el cuarto distal y dos espinas gigantes, de las cuales la más interna es bipinada y más larga.

Labro (Figura 3.3a): prominente y terminado en una proyección espinosa media.

Mandíbula (Figuras 3.3b, c): coxa (Figura 3.3b) fuertemente quitinizada; gnatobase con una espina articulada en la esquina ventral, un diente bidentado fuertemente quitinizado en posición media y una extensión dorsal con cinco proyecciones puntiagudas.

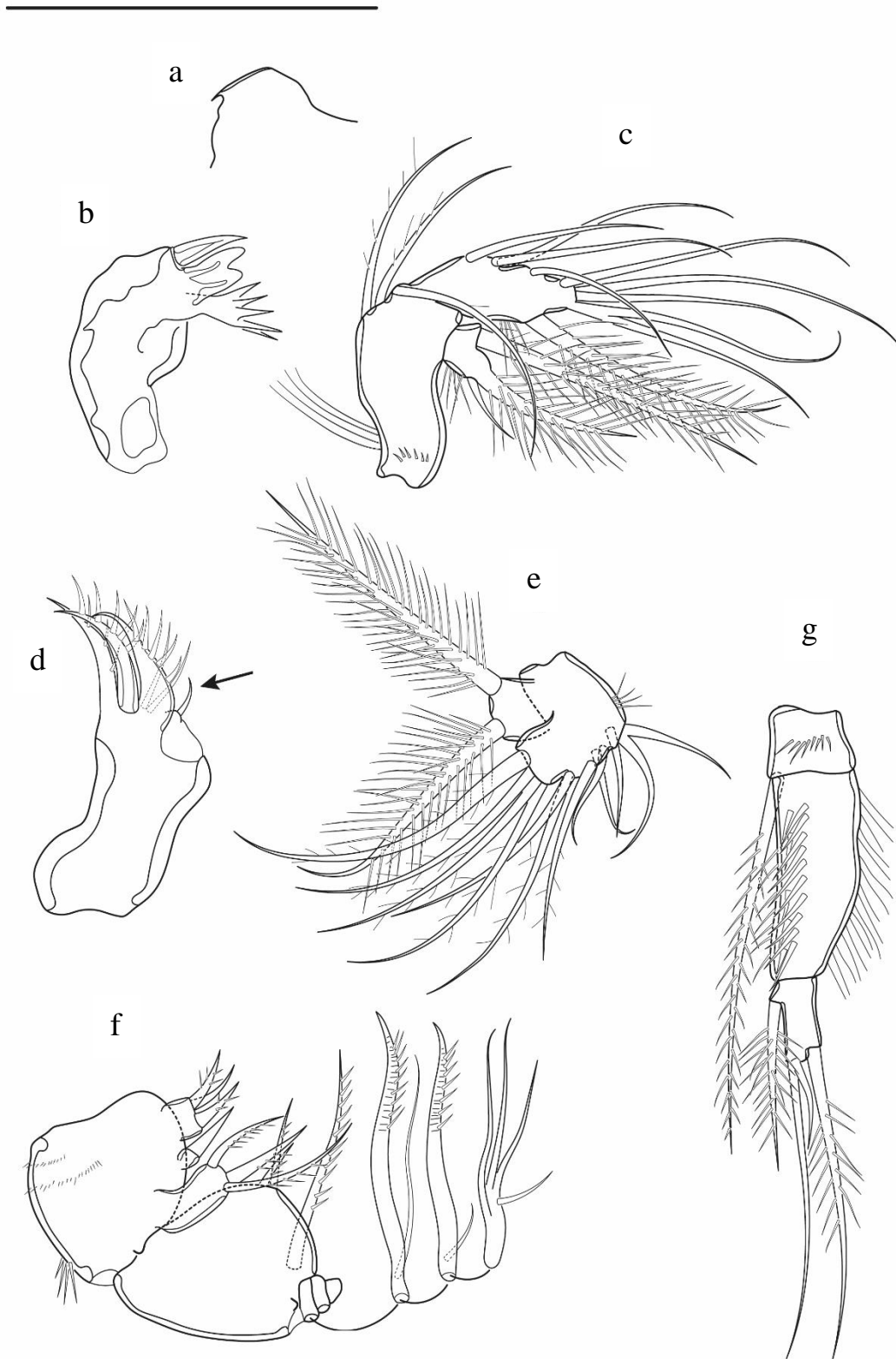


Figura 3.3. *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017, holotipo hembra: a, labro, lateral; b, gnatobase mandibular; c, palpo mandibular; d, maxílula, precoxa fusionada y coxa (endito coxal marcado por una flecha); e, palpo maxilar; f, maxila; la inserción muestra el endópodo desarticulado; g, maxilipedio. Escala: 50 μ m.

Palpo (Figura 3.3c) birrameo. Base alargada; con pocas espínulas diminutas cerca de la base del segmento y un penacho de sétulas alargadas a lo largo del margen interno proximal; margen interno distal con tres setas escasamente pinadas, de las cuales la distal característicamente atraviesa el segmento hacia el margen externo. Endópodo alargado; margen interno con cinco setas desnudas; ápice con cuatro setas desnudas, de las cuales las dos más externas están fusionadas en la base; margen externo con una seta gruesa multipinada y unas pocas espínulas largas que llegan hasta la mitad del margen del segmento. Exópodo unisegmentado, pequeño, con unas pocas espínulas largas saliendo del margen externo; con dos setas gruesas multipinadas (la apical fusionada basalmente al segmento) y una seta corta y desnuda.

Maxílula (Figuras 3.3d-e): la precoxa (Figura 3.3d) es un segmento fuertemente quitinizado; artrito con tres espinas gruesas, unipinadas, curvadas, de las cuales solo la del medio se articula con la base; superficie posterior con dos setas cortas desnudas. Coxa aparentemente incorporada en la precoxa; representada por un endito vestigial con una seta diminuta (marcada con una flecha en la Figura 3.3d). Palpo bilobado; unisegmentado, pero los límites originales del exópodo están marcados por una sutura en la superficie anterior. Base con unas pocas espínulas a lo largo del margen interno; enditos incorporados en gran parte al segmento, con el endito proximal representado por tres setas desnudas (dos de las cuales están fusionadas a la base) y el endito distal, por una seta escasamente plumosa y dos setas desnudas. Lóbulo endopodal con dos setas laterales; margen apical con cuatro setas, de las cuales la más externa está visiblemente hinchada; todos los elementos son escasamente plumosos. Lóbulo exopodal con dos setas gruesas multipinadas.

Maxila (Figura 3.3f): no prénsil; comprende la sincoxa, la alobase y un endópodo con tres segmentos. Sincoxa con dos hileras superficiales de espínulas diminutas y unas pocas espínulas largas cerca de la esquina distal externa; con tres enditos, de los cuales el del medio es notablemente más pequeño; endito proximal con tres espinas cortas, dos de ellas pinadas; endito medio con una espina desnuda; endito distal cilíndrico y doblado hacia atrás, localizado en un área membranosa en la unión de la sincoxa con la alobase, con una espina y dos setas pinadas. Alobase robusta, con un margen interno notablemente convexo, con dos setas a lo largo de la esquina distal externa (derivadas de la base) y una seta gruesa pinada en la superficie posterior (derivada del segmento del endópodo incorporado). Endópodo comprimido; enp-1 y enp-2 con una espina geniculada y una seta desnuda cada uno (diminuta en enp-2); enp-3 con tres setas

fusionadas basalmente y con una cuarta seta corta que sale de la base común; espinas geniculadas en enp-1 y enp-2 típicamente curvadas, como es típico del género, y pinadas en la mitad distal.

Maxilipedio (Figura 3.3g): estenopodial y moderadamente delgado; comprende la sincoxa, la base y un endópodo unisegmentado. Sincoxa con una seta pinada larga, que llega más allá del ápice del endópodo, y una hilera superficial de espínulas. Base sin armadura; con sétulas largas a lo largo del margen externo, una hilera doble de espínulas gruesas en la superficie anterior, y una hilera simple de espínulas más finas a lo largo del margen interno. Endópodo con una seta gruesa multipinada en posición lateral; la armadura apical consiste en una seta bipinada y dos setas desnudas.

Patas natatorias (Figuras 3.4a-b, 3.5a-b): ramas con tres segmentos, con endópodos típicamente más largos que los exópodos. Precoxas representadas por un esclerito en forma de U alrededor de la esquina proximal externa de la coxa (solo ilustrado para P1-P2; Figuras 3.4a-b). Escleritos intercoxales estrechos; sin ornamentación. Coxas con una hilera anterior de espínulas alrededor de la mitad externa del margen distal libre. Bases con una seta externa desnuda (P1) o plumosa (P2-P4) que salen de la esquina externa; margen distal interno con espínulas anteriores y un penacho de sétulas posteriores. Primeros y segundos segmentos exopodales con un fleco hialino inciso cerca del margen distal interno; esquina distal interna de los exp-2 proyectada en un proceso espinoso; márgenes externos de los segmentos exopodales con ornamentación espinular como se muestra en las figuras; márgenes internos de los exp-2 con una hilera de sétulas; espinas exopodales externas y distales de todos los segmentos con espínulas a lo largo del margen externo y sétulas a lo largo del margen interno; elementos internos exopodales setiformes y plumosos, excepto por la seta interna de P4 exp-2 que es bipinada en el cuarto distal (Figura 3.5b). Segmentos endopodales con ornamentación espinular a lo largo del margen externo como se muestra en las figuras; superficies anteriores de los enp-1 con una hilera de espínulas muy largas en adición a otras más cortas; parte del margen distal de los enp-1 y los enp-2 con fleco hialino inciso en la superficie anterior; espinas externas y distales de enp-3 con espínulas a lo largo del margen externo y sétulas a lo largo del margen interno; elementos internos de enp-1 setiformes y plumosos.

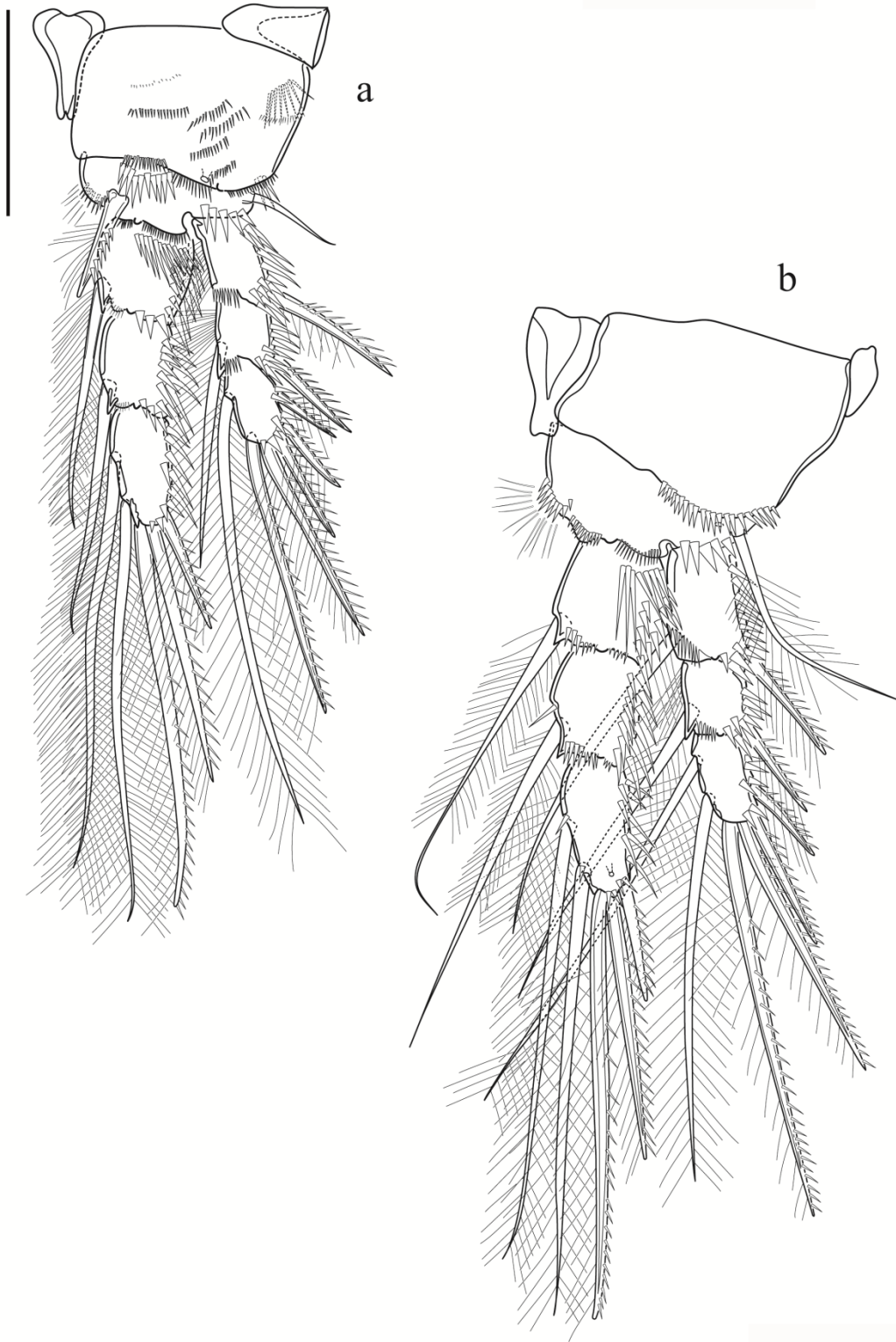


Figura 3.4. *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017, holotipo hembra: a, P1, anterior; b, P2, anterior. Escala: 50 μ m.

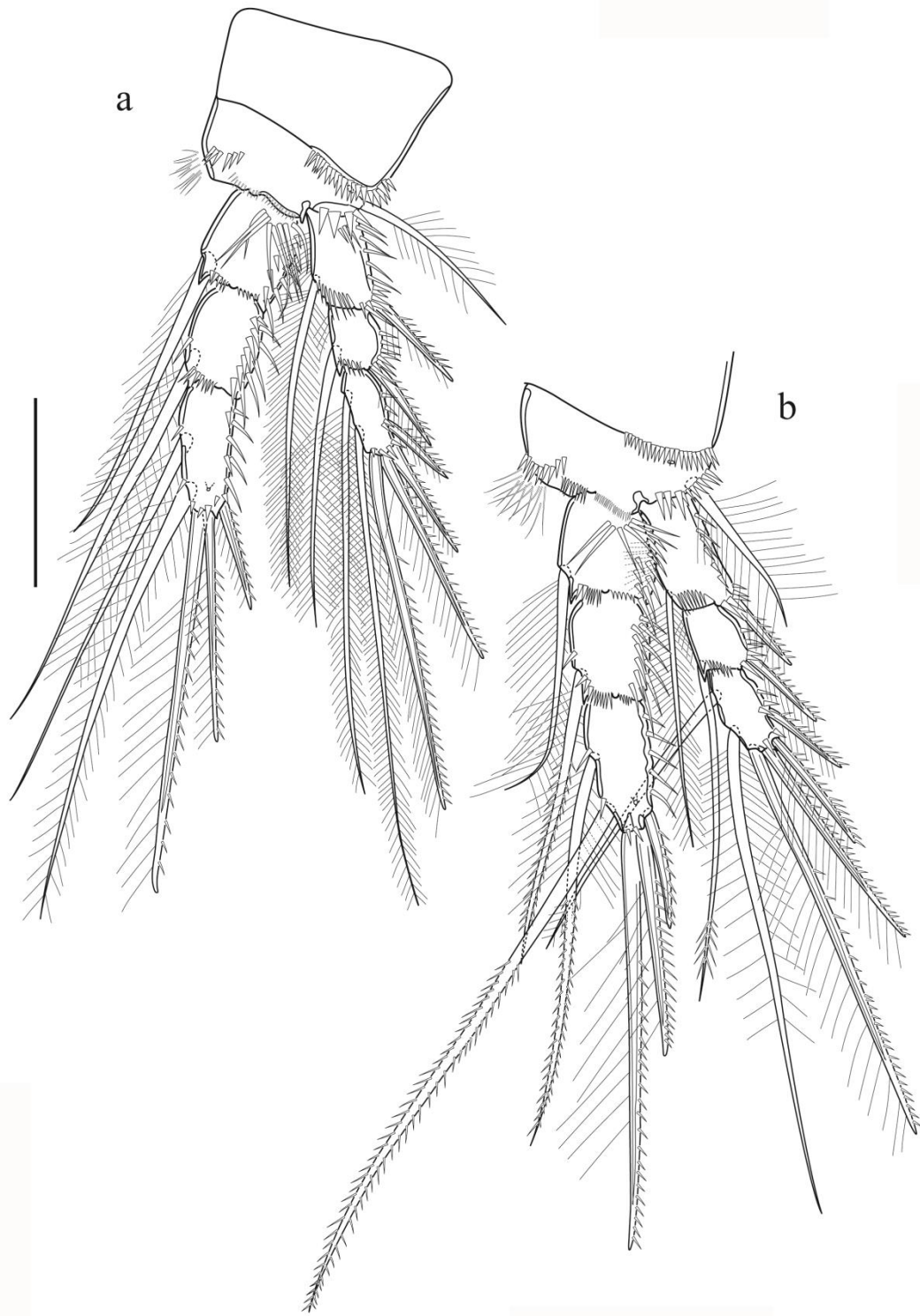


Figura 3.5. *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017, holotipo hembra: a, P3, anterior; b, P4, anterior. Escala: 50 μ m.

P1 (Figura 3.4a): con una ornamentación espinular elaborada en las superficies anterior y posterior de la coxa. Base con una espina interna gruesa, que lleva espínulas a lo largo del margen externo y sétulas a lo largo del margen interno. Seta interna del enp-2 y enp-3 plumosas.

P2-P4 (Figuras 3.4b, 3.5a-b) enp-2 y enp-3 con una seta interna plumosa (P2-P3) o bipinada (P4); seta interna distal de P4 enp-3 extremadamente alargada (Figura 3.5b). Esquina distal interna de P2-P4 enp-2 proyectada en un pequeño proceso espinoso; P2-P4 enp-3 con un poro anterior cerca del margen distal.

Fórmula setal como se muestra a continuación:

| | Exópodo | Endópodo |
|----|---------|----------|
| P1 | 0.1.123 | 1.1.221 |
| P2 | 1.1.222 | 1.1.221 |
| P3 | 1.1.222 | 1.1.221 |
| P4 | 1.1.222 | 1.1.221 |

P5 (Figura 3.6a): exópodo más largo que ancho y confluyente con el basiendópodo solo en la superficie anterior. Basiendópodo ligeramente más corto que la parte más ancha; con una hilera transversal de espínulas largas en la superficie anterior. Lóbulo endopodal muy corto, que alcanza $\frac{1}{5}$ de la distancia del exópodo; con dos setas espinulosas, de las cuales la externa es ligeramente más corta que la interna, que no llegan más allá que la punta de la seta más interna del exópodo; con espínulas en la base de la seta externa. Expansión externa con una seta plumosa basal. Exópodo con tres setas terminales que salen del lóbulo espinuloso: las setas externa e interna similares en largo y notablemente más cortas que la seta media; seta superficial plumosa, acompañada por una hilera de espínulas en el sitio de inserción.

Gonoporos fusionados medialmente formando una abertura genital común (Figura 3.2a), tapada por la sexta pata; la sexta pata es vestigial, está fusionada y lleva una seta externa escasamente plumosa a cada lado. Poro copulatorio pequeño, localizado medioventralmente en la mitad proximal del somito genital doble.

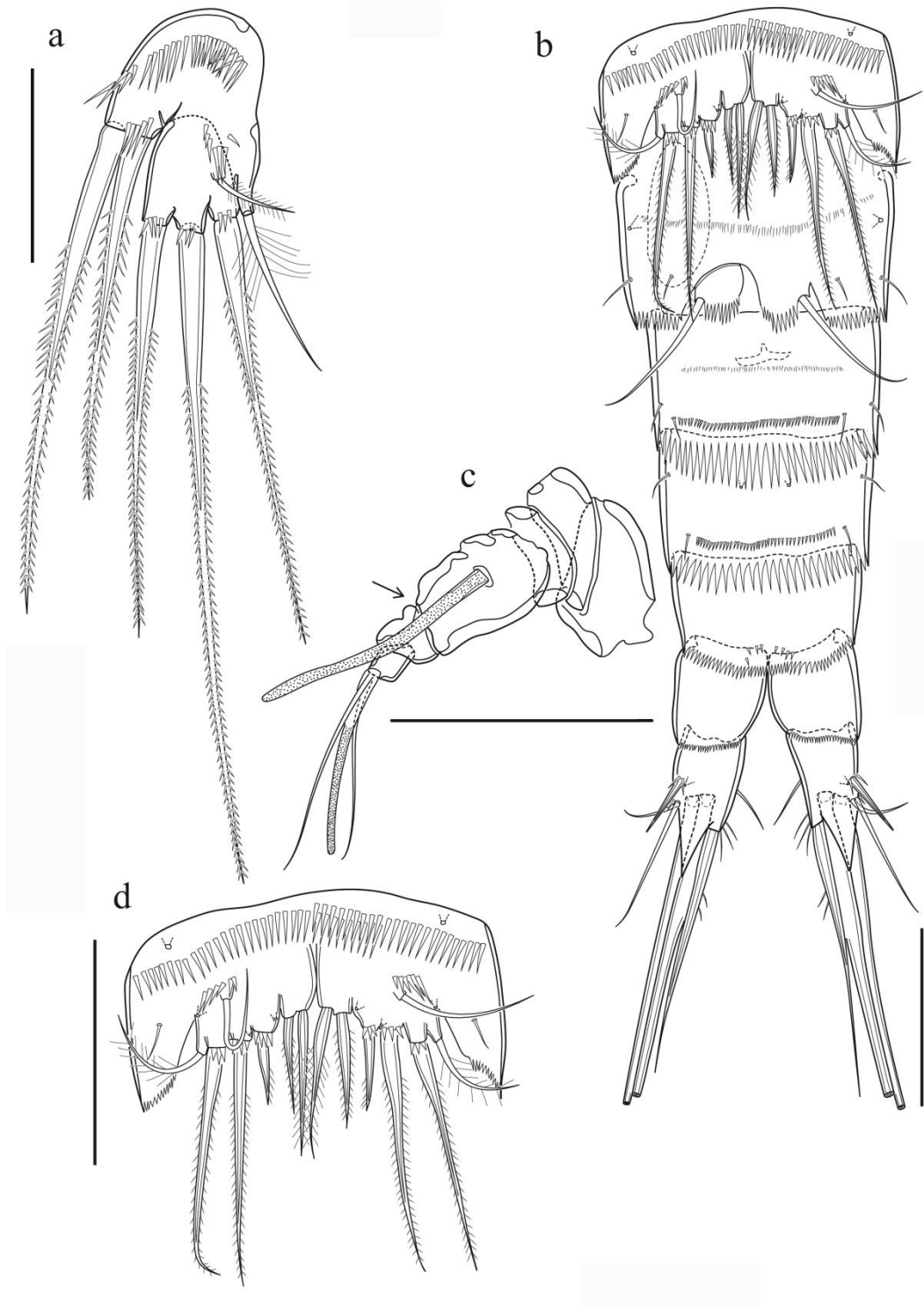


Figura 3.6. *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017, holotipo hembra (a) y paratipo macho (b-d): a, P5, anterior; b, urosoma, ventral; c, anténula, armadura omitida y geniculación marcada por una flecha; d, P5, anterior. Escalas: 50 μm .

Descripción del macho. Largo del cuerpo 454 μm . Notablemente más pequeño que la hembra. Dimorfismo sexual en la anténula, P5, P6 y en la segmentación del urosoma.

Ornamentación del cuerpo en general como en la hembra, excepto por pequeñas diferencias tales como: el somito genital con una hilera transversal de espínulas y un par de poros lateroventrales; primer somito abdominal con una hilera adicional de espínulas en la superficie ventral y un fleco hialino con una parte central más larga que los extremos (en la hembra, la parte central es más corta que los extremos); segundo somito abdominal con dos poros y cuatro sensilas ventrales, y un fleco hialino uniforme, (en la hembra, hay cuatro poros y dos sensilas ventrales, y el fleco hialino es más corto en la parte central que en los extremos) (comparar las figuras 3.2a y 3.6b).

Anténula (Figura 3.6c): corta, con seis segmentos; haplócera, con la geniculación localizada entre los segmentos 4 y 5. Todos los segmentos, excepto el apical, están fuertemente quitinizados. Segmento 4 con un filamento sensitivo largo (51 μm), no fusionado a una seta en la base. Segmento apical con un *acrothek* apical, que consiste en dos setas delgadas y un filamento sensitivo (largo: 75 μm).

P5 (Figura 3.6d): basiópodo y exópodo fusionados formando un plato común confluyente con el somito. Lóbulo endopodal con dos setas pinadas, de las cuales la externa es ligeramente más corta que la interna. Setóforo externo pequeño con una seta basal plumosa y delgada. Lóbulo exopodal con tres poros; con una espina corta y dos espinas pinadas largas, cada una saliendo de un lóbulo espinuloso; base de la seta superficial desnuda cubierta por una hilera corta de espínulas.

P6 (Figura 3.6b): sexto par de patas asimétrico, ya sea con la pata izquierda o con la pata derecha fusionada a la pared ventral del somito genital, mientras que la otra es articulada y cierra el único gonoporo funcional; cada P6 está representada por un plato oval pequeño con un margen libre inciso y una seta desnuda en la esquina distal externa. Espermatóforo oval, alargado; unas 2,5 veces más largo que ancho; largo: 40 μm .

Variabilidad: Solo uno de los 20 especímenes hembra disecados carecía de la seta interna en el segmento proximal del exópodo de P4. Este espécimen fue incluido en la serie tipo como un paratipo. El largo del cuerpo varió entre 641 y 759 μm ($n = 10$; media = 688 μm ; desviación estándar = 40) en las hembras, y entre 444 y 528 μm ($n = 10$; media = 479 μm ; desviación estándar = 25) en los machos. También se observó variabilidad en el número de parches quitinosos dorsolaterales que forman parte de la franja quitinosa interna transversal del somito genital doble de la hembra.

Etimología: Nombrada en honor a Joaquín Fernández Pareja, pionero de la expedición que en 1823 aportó datos para la fundación de la ciudad de Bahía Blanca en 1828.

Discusión

Con la descripción de *Halectinosoma parejae* el número de especies válidas del género asciendió a 69. Solo ocho especies tienen su localidad tipo en el hemisferio sur:

- *H. hydrofuge* y *H. otakoua*, de Nueva Zelanda, descritas por Wells *et al.* (1982);
- *H. fusiforme*, *H. fusum*, *H. inhacae* y *H. langi*, de Mozambique (Wells 1967);
- *H. arangureni* de Colombia (Suárez-Morales & Fuentes-Reinés 2015); y
- *H. arenicola* de Brasil (Rouch 1962).

Nuestros ejemplares de Arroyo Pareja se asignaron al género *Halectinosoma* por presentar todos los caracteres diagnósticos del género definidos por Huys *et al.* (1996):

- a) cuerpo fusiforme;
- b) anténula sin mancha pigmentada, ocasionalmente alargada, con cinco a siete segmentos en la hembra;
- c) antena con exópodo trisegmentado, segmento proximal con una seta como máximo; primer segmento del endópodo sin armadura y segundo segmento del endópodo con dos espinas o setas a lo largo del margen interno;
- d) mandíbula con base con dos o tres setas y exópodo con menos de cinco setas;
- e) maxila no geniculada; alobase que se atenúa distalmente; endópodo pequeño, trisegmentado, aunque la segmentación es a menudo difícil del distinguir; dos setas gruesas que salen desde los dos segmentos basales del endópodo y confluyen con los segmentos;
- f) maxilipodio típicamente alargado; endópodo visible con tres setas conspicuas y una seta usualmente inconspicua;
- g) P1-P4 con las ramas trisegmentadas; exópodos-3 con dos o tres espinas externas;
- h) P5 con basiendópodo y exópodo superficialmente diferenciados en la hembra, con una sutura en la superficie posterior solamente; exópodo con tres setas marginales y una seta superficial que sale del exópodo o cerca de la sutura exópodo/basiendópodo (ocasionalmente ausente).

La nueva especie se diferencia fácilmente de sus congéneres por su fórmula setal única de las patas natatorias (Tabla 3.1). Dentro del grupo que muestra el patrón [123] en P1 exp-3 esta es la única especie que muestra la fórmula [222] en P2-P4.

Tabla 3.1. Formula setal de las especies de *Halectinosoma*¹. Las diferencias en las fórmulas están resaltadas con negrita.

| | P1 | | P2 | | P3 | | P4 | |
|---|------------------------------|----------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | exp | enp | exp | enp | exp | enp | exp | enp |
| Condición típica ² | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1.223 | 1.1.221 | 1.1.323 | 1.1.221 | 1.1.323 | 1.1.221 |
| <i>H. fusum</i> Wells, 1967 | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1.223 | 1.1.221 | 1.1. 223 | 1.1.221 | 1.1. 223 | 1.1.221 |
| <i>H. hydrofuge</i> Wells, Hicks & Coull, 1982 | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1.223 | 1.1.221 | 1.1. 223 | 1.1.221 | 1.1. 223 | 1.1.221 |
| <i>H. distinctum</i> (Sars, 1920) | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1.223 | 1.1.221 | 1.1. 223 | 1.1.221 | 1.1. 223 | 1.1.221 |
| <i>H. gothiceps</i> (Giesbrecht, 1881) | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1.223 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 322 | 1.1.221 |
| <i>H. paragothiceps</i> Clément & Moore, 2007 | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1.223 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 322 | 1.1.221 |
| <i>H. erythrops</i> (Brady, 1880) | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1. 123 | 1.1.221 | 1.1. 122 | 1.1.221 | 1.1. 122 | 1.1. 121 |
| <i>H. unicum</i> Lang, 1965 | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 322 | 1.1.221 | 1.1. 322 | 1.1.221 |
| <i>H. smirnovi</i> (Chislenko, 1967) | 0.1.123 ³ | 1.1.221 ³ | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 322 | 1.1.221 | 1.1. 322 | 1.1.221 |
| <i>H. parejae</i> Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 | 0.1.123 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 |
| <i>H. islandicum</i> Apostolov. 2007 | 0.1. 122 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 322 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 |
| <i>H. oblongum</i> (Kunz, 1949) | 0.1. 122 ⁴ | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 |
| <i>H. curticorne</i> (Boeck, 1873) | 0.1. 122 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 |
| <i>H. abyssicola</i> Bodin, 1968 | 0.1. 122 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 |
| <i>H. arangureni</i> Suárez-Morales & Fuentes-Reinés, 2015 | 0.1. 122 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 |
| <i>H. langi</i> Wells, 1967 | 0.1. 122 ⁵ | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 | 1.1. 222 | 1.1.221 |
| <i>H. gracile</i> (Scott T. & Scott A., 1896) | 0.1. 122 | 1.1.221 | desconocida | desconocida | desconocida | desconocida | 1.1. 122 | 1.1.221 |
| <i>H. tenuireme</i> (Scott T. & Scott A., 1896) | 0.1. 122 | 1.1. 220 | 0.1.222 | 1.1. 220 | 0.1.222 | 1.1. 220 | 0.1.222 | 1.1. 220 |

¹ Las siguientes especies, cuyas descripciones originales son deficientes o incompletas, se excluyeron de las comparaciones por haberse establecido su estatus dudoso:

H. sarsi Boeck, 1873 – *species incertae sedis* (Clément & Moore 1995);

H. spinipes (Brady, 1880) – *species dubia* (Clément & Moore 1995);

H. finmarchicum (Scott T., 1903) – *nomen dubium* (Sciberras *et al.* 2017);

H. wiesei (Smirnov, 1932) – *species incertae sedis* (Wells 2007);

H. japonicum (Miura, 1964) – *species inquirenda* (Wells 2007);

H. limnophilum (Štěrba, 1968) – *species incertae sedis* (Wells 2007);

H. uniarticulatum Borutzky, 1972 – *species incertae sedis* (Wells 2007).

Tanto *H. longicorne* (Scott T. & Scott A., 1896) como *H. concinnum* (Akatova, 1935) se excluyen porque la formula setal de las patas natatorias es incompleta y no permite la comparación.

² Este patrón de formula setal corresponde a la condición ancestral del género y actualmente lo comparten las siguientes 50 especies válidas: *H. abrau* (Kričagin, 1877); *H. chrystallii* (Scott T., 1894); *H. armiferum* (Scott T. & Scott A., 1896); *H. herdmani* (Scott T. & Scott A., 1896); *H. brevirostre* (Sars, 1904); *H. elongatum* (Sars, 1904); *H. mixtum* (Sars, 1904); *H. neglectum* (Sars, 1904); *H. brunneum* (Brady, 1905); *H. angulifrons* (Sars, 1919); *H. proximum* (Sars, 1919); *H. clavatum* (Sars, 1920); *H. tenerum* (Sars, 1920); *H. arenicola* (Rouch, 1962); *H. canaliculatum* (Por, 1964); *H. diops* (Por, 1964); *H. inopinatum* (Por, 1964); *H. kunzi* Lang, 1965; *H. longisetosum* Lang, 1965; *H. ornatum* Lang, 1965; *H. similidistinctum* Lang, 1965; *H. fusiforme* Wells, 1967; *H. inhacae* Wells, 1967; *H. gascognense* Bodin, 1968; *H. dimorphum* Coull, 1970; *H. cooperatum* Bodin, Bodiou & Soyer, 1971; *H. monardi* Soyer, 1972; *H. paradistinctum* Soyer, 1972; *H. rouchi* Soyer, 1972; *H. travei* Soyer, 1972; *H. valeriae* Soyer, 1972; *H. winonae* Coull, 1975; *H. perforatum* Itô, 1981; *H. otakoua* Wells, Hicks & Coull, 1982; *H. lancetum* (Coull, 1986); *H. argyllensis* Clément & Moore, 1995; *H. chislenki* Clément & Moore, 1995; *H. crenulatum* Clément & Moore, 1995; *H. denticulatum* Clément & Moore, 1995; *H. pseudosarsi* Clément & Moore, 1995; *H. bodotriaensis* Clément & Moore, 2000; *H. britannicum* Clément & Moore, 2000; *H. huysi* Clément & Moore, 2000; *H. itoi* Clément & Moore, 2000; *H. pilosum* Clément & Moore, 2000; *H. kliei* Clément & Moore, 2007; *H. latisetifera* Clément & Moore, 2007; *H. mandibularis* Clément & Moore, 2007; *H. foveolata* Kim, Jung & Yoon, 2017; *H. pseudarenicola* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017.

³ Chislenko (1967) no describió la primera pata; estas observaciones están basadas en la redescrición parcial de Letova (1982).

⁴ Kunz (1949) describió este patrón como 0.1.212.

⁵ Wells (1967) enumeró erróneamente la formula como 0.1.123.

Clave de las especies de *Halectinosoma* que presentan un patrón inusual en la fórmula setal de P1-P4

Cincuenta especies de *Halectinosoma* difieren de *H. parejae* por tener la fórmula setal plesiomórfica en P1-P4 (Tabla 3.1); nueve de ellas fueron reexaminadas por Clément & Moore (1995; 2000), y otras 13 fueron descritas por Clément & Moore (1995, 2000, 2007). La clave que se da a continuación permite identificar las 17 especies de *Halectinosoma* cuya fórmula setal de los pereiópodos difiere de esa condición ancestral.

| | | |
|---|---|---|
| 1 | P1 exp-3 con tres espinas externas [fórmula 123] | 2 |
| – | P1 exp-3 con dos espinas externas [fórmula 122] | 10 |
| 2 | P3–P4 exp-3 con tres espinas externas | 3 |
| – | P3–P4 exp-3 con dos espinas externas | 5 |
| 3 | Seta más interna del exópodo de P5 (♀) reducida | <i>H. distinctum</i> (Sars, 1920) |
| – | Seta más interna del exópodo de P5 (♀) bien desarrollada | 4 |
| 4 | Primer segmento exopodal de la antena sin armadura | <i>H. fusum</i> Wells, 1967 |
| – | Primer segmento exopodal de la antena con una seta | |
| | | <i>H. hydrofuge</i> Wells, Hick & Coull, 1982 |
| 5 | P2 exp-3 con tres espinas externas | 6 |
| – | P2 exp-3 con dos espinas externas | 8 |
| 6 | P2–P4 exp-3 con una seta interna; P4 enp-3 con una seta interna | |
| | | <i>H. erythrops</i> (Brady, 1880) |
| – | P2–P3 exp-3 con dos setas internas, P4 exp-3 con tres setas internas; P4 enp-3 con dos setas internas | 7 |
| 7 | Cefalotórax con un parche pigmentado | <i>H. gothiceps</i> (Giesbrecht, 1881) |
| – | Parche pigmentado en el cefalotórax ausente | |
| | | <i>H. paragothiceps</i> Clément & Moore, 2007 |
| 8 | P3–P4 exp-3 con tres setas internas | 9 |
| – | P3–P4 exp-3 con dos setas internas | |
| | | <i>H. parejae</i> Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 |
| 9 | Parte interna del lóbulo endopodal de P5 (♀) formando una extensión globular | <i>H. unicum</i> Lang, 1965 |
| – | Margen distal del lóbulo endopodal de P5 (♀) virtualmente recto | |
| | | <i>H. smirnovi</i> (Chislenko, 1967) |

| | | |
|----|---|--|
| 10 | P1–P4 enp-3 con espina externa..... | 11 |
| – | P1–P4 enp-3 sin espina externa..... | <i>H. tenuireme</i> (Scott & Scott, 1896) |
| 11 | P4 exp-3 con dos setas internas | 12 |
| – | P4 exp-3 con una seta interna | <i>H. gracile</i> (Scott & Scott, 1896) |
| 12 | P3 exp-3 con dos setas internas | 13 |
| – | P3 exp-3 con tres setas internas | <i>H. islandicum</i> Apostolov, 2007 |
| 13 | Seta interna del lóbulo endopodal de P5 (♀) alrededor de cuatro veces más larga que la seta externa | <i>H. abyssicola</i> Bodin, 1968 |
| – | Setas del lóbulo endopodal de P5 (♀) casi iguales o la seta interna ligeramente más larga que la externa | 14 |
| 14 | Primer segmento exopodal de la antena sin armadura | 15 |
| - | Primer segmento exopodal de la antena con una seta | 16 |
| 15 | Anténula con un parche pigmentado oscuro en el primer segmento | <i>H. curticorne</i> (Boeck, 1873) |
| – | Anténula sin dicho parche pigmentado en el primer segmento | <i>H. langi</i> Wells, 1967 |
| 16 | Setas del lóbulo endopodal de P5 (♀) considerablemente más cortas que las setas del exópodo | <i>H. oblongum</i> (Kunz, 1949) |
| – | Setas del lóbulo endopodal de P5 (♀) casi iguales o ligeramente más cortas que las setas del exópodo | <i>H. arangureni</i> Suárez-Morales & Fuentes-Reinés, 2015 |

Notas taxonómicas sobre algunos taxones conflictivos de la familia Ectinosomatidae

Especies con asignación genérica incorrecta

Muchas especies fueron removidas del género *Halectinosoma* o se consideran de estatus taxonómico dudoso.

Huys & Bodin (1997) y Seifried (1997) remarcaron que *H. porosum* Wells, 1967 mostraba las características diagnósticas de *Ectinosoma* Boeck, 1865 y consecuentemente reasignaron la especie a este género como *E. porosum* (Wells, 1967).

Clément & Ólafsson (2001) reexaminaron las partes bucales de *Halectinosoma arcticum* (Olofsson, 1917) y pasaron esta especie a *Pseudobradya* Sars, 1904.

Karanovic & Pesce (2001) argumentaron que *H. uniarticulatum* Borutzky, 1972 no podía pertenecer a *Halectinosoma* ni ser asignado con confianza a otro género de la familia sin una examinación cuidadosa; por esta razón, Wells (2007) la clasificó como *species incertae sedis* en la familia Ectinosomatidae.

Clément & Moore (2000; 2007) concluyeron que la descripción de *Ectinosoma finmarchicum* Scott T., 1903 se basó en dos especies, *H. elongatum* Sars, 1904 y *H. angulifrons* Sars, 1919, y por lo tanto debería ser descartada; Wells (2007) la consideró *species inquirenda*, pero debido a que la identidad taxonómica de *E. finmarchicum* no puede ser determinada a partir de su tipo, Sciberras *et al.* (2017) la clasificó como un *nomen dubium*.

Lang (1965) transfirió *Ectinosoma japonica* Miura, 1964 a *Halectinosoma*, pero remarcó que la descripción de la hembra estaba incompleta y que había discrepancias entre el texto y las figuras; de acuerdo a Karanovic & Pesce (2001) esta especie requiere un reexamen detallado y debería ser excluida de *Halectinosoma* si la descripción original resulta ser correcta; Wells (2007) la consideró como *species inquirenda* dentro de *Halectinosoma*.

De la misma manera, *Ectinosoma (H.) sp. sensu* Bodin (1964) del golfo de Marsella, en el sur de Francia, fue removida del género y considerada *species incertae sedis* dentro de Ectinosomatidae, ya que sin información adicional de los apéndices cefálicos y patas natatorias, es imposible asignar esta especie a un género (Sciberras *et al.* 2017).

Coull (1986) remarcó solo dos características que diferenciaban su nueva especie, *Pseudobradya lanceta*, de sus congéneres dentro de *Pseudobradya*: a) la morfología de

P5 en ambos sexos, incluyendo forma, tamaño y la presencia de espinas lanceoladas en el exópodo y en el lóbulo endopodal; y b) la presencia de cuatro setas (en vez de tres) en el endópodo del maxilipedio. Recientes redescpciones de los miembros de *Pseudobradya* (por ejemplo: Clément & Ólafsson 2001; Huys *et al.* 1996; Suárez-Morales & Fuentes-Reinés 2015) demostraron que el patrón y número de elementos de la armadura del endópodo del maxilipedio en este género (una seta externa, una interna, dos apicales y usualmente fusionadas basalmente) son esencialmente los mismos que en *Halectinosoma*, y que la segunda seta apical fue generalmente pasada por alto en las primeras descripciones. La decisión de Coull (1986) de ubicar a *P. lanceta* en *Pseudobradya* se basó solamente en la presencia de un endópodo trisegmentado en la maxila, que es un carácter de dudosa significación. En realidad, las comparaciones con *Halectinosoma arenicola* Rouch, 1962, una especie morfológicamente muy similar, muestran que la especie en cuestión fue asignada originalmente a un género incorrecto y por esto fue transferida por Sciberras *et al.* (2017) a *Halectinosoma* como *H. lancetum* (Coull, 1986). Ambas especies tienen espinas lanceoladas en P5 y se parecen en la forma del rostro y el maxilipedio. Las únicas diferencias que pueden deducirse de la breve descripción de *H. arenicola* publicada por Rouch (1962), y de las ilustraciones de *H. lancetum* que produjo Coull (1986) se relacionan con el exópodo de la antena (segmento proximal con una seta pequeña), P5 (diferencias en la longitud relativa de setas/espinas) y ramas caudales (margen interno distintivamente cóncavo). *Halectinosoma lancetum* también es muy similar a la especie que Itô (1973) identificó como *H. arenicola* (= *H. pseudoarenicola* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017: ver más abajo), con la que comparte el rostro rectangular y alargado, la anténula inusualmente alargada y delgada (no descrito por Rouch 1962), la forma del maxilipedio (con un margen externo distintivamente convexo) y las espinas grandes de P5. Ambas especies difieren principalmente en el tamaño del cuerpo, la forma y la longitud de los elementos de P5 en ambos sexos, y la ornamentación de la superficie ventral de la mitad posterior del somito genital doble.

Tres especies previamente asignadas a *Halectinosoma* fueron reubicadas en *Pseudobradya* por Sciberras *et al.* (2017): *H. spinicauda* (Wells, 1961) de las Islas Sorlingas; *H. pterinum* Moore, 1974 de la Isla de Man; y *H. paraspinicauda* Bodin, 1979 de La Rochelle, Francia.

Al describir su nueva especie *H. pterinum*, Moore (1974) señaló que sus partes bucales eran más similares a las de *Pseudobradya pulchra* Lang, 1965 que a otras

especies de *Halectinosoma*. Por su parte, Bodin (1979) remarcó la sorprendente similitud de su *Halectinosoma paraspinicauda* con *H. spinicauda* y *H. pterinum*, particularmente en la forma y ornamentación de P5 de la hembra, y la modificación de las setas III y VI de la rama caudal en espinas pinadas. Las tres especies fueron formalmente asignadas a *Pseudobradya* Sars, 1904 sobre la base de la morfología de la gnatobase mandibular, maxila y maxilipedio (Sciberras *et al.* 2017).

Pseudobradya paraspinicauda (Bodin, 1979) difiere de *P. spinicauda* (Wells, 1961) principalmente en las siguientes características: a) el segmento proximal del exópodo de la antena no tiene armadura en lugar de tener una seta pequeña; b) P3-P4 exp-3 tiene tres setas internas en lugar de dos; c) los elementos internos medio y distal de P4 exp-3 son setiformes en lugar de espiniforme; d) la seta interna exopodal de P5 de la hembra es más corta mientras que la espina endopodal externa es más robusta; y e) las ramas caudales son distintivamente más cortas en *P. paraspinicauda*.

Las características que diferencian a *Pseudobradya pterina* (Moore, 1974) de *P. paraspinicauda* incluyen: a) la presencia de un parche pigmentario en el primer segmento de la anténula; b) segmento proximal del exópodo de la antena con una pequeña seta en lugar de no tener armadura; c) sincoxa del maxilipedio con una seta muy larga que se extiende mucho más allá del margen distal del endópodo (en lugar de dos setas cortas); d) la seta interna exopodal de P5 de la hembra es más larga que la del medio (en lugar de ser más corta) y el elemento externo endopodal es setiforme y delgado (en lugar de espiniforme y robusto); y e) las ramas caudales son distintivamente más largas.

La descripción de Nicholls (1939) de *Ectinosoma littoralis* está incompleta y probablemente es incorrecta (por ejemplo, en lo que respecta a la fórmula setal de P3 exp-2, que carece de seta interna). Lang (1965) transfirió esta especie a *Halectinosoma* como *H. littorale*, pero la morfología de la gnatobase mandibular, maxila y maxilipedio sugieren que debería ser reasignada a *Pseudobradya*. Esta especie fue formalmente categorizada como *species inquirenda* dentro del género por Sciberras *et al.* (2017).

Estatus taxonómico de *Halectinosoma smirnovi* (Chislenko, 1967) y *H. arenicola* (Rouch, 1962) *sensu* Itô (1973)

Bodin (1971, 1997) consideró la posibilidad de que *H. smirnovi*, originalmente descrita del Mar Blanco y dentro del género *Ectinosoma* Boeck, 1865 (Chislenko 1967), fuera simplemente un sinónimo *junior* de *Halectinosoma unicum* Lang, 1965 de la costa de

California, mientras que otros autores (Apostolov 2007; Coull 1975) las consideraron como especies conespecíficas. La especie no aparece en la clave tabular de Wells (2007). Nunca se ha dado una justificación para estas acciones y la especie, redescrita por Letova (1982), fue restablecida por Sciberras *et al.* (2017).

Rouch (1962) publicó una primera descripción breve de *H. arenicola* proveniente de una playa de Brasil, mientras que Itô (1973) presentó una descripción más detallada de un material proveniente de una playa arenosa de Japón, que adscribió a *H. arenicola*. Como señalaron Clément & Moore (2000), el material japonés tiene gran similitud con algunos aspectos de la descripción original, pero también hay diferencias: a) cefalotórax con una gran mancha dorsal de color rojo brillante cerca del margen anterior en el material japonés (ausente en el material tipo); b) segmento proximal del exópodo de la antena sin la pequeña seta ilustrada por Rouch (1962); c) margen interno de la rama caudal recto (distintivamente cóncavo en el material tipo); y d) la forma de las espinas endopodales (♀) y la longitud relativa de los elementos exopodales (ambos sexos) de P5 son diferentes. Clément y Moore (2000) señalaron que, en vista de que muchas de las especies de *Halectinosoma* se diferencian por pequeños detalles morfológicos, no se puede asumir que los especímenes de Brasil y Japón sean conespecíficos. Sciberras *et al.* (2017), tomando en cuenta esa recomendación y a la espera de un examen más detallado de material de la localidad tipo, en Recife (Brasil), atribuyeron estatus específico al material de Itô (1973), separado como *Halectinosoma pseudoarenicola* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017. Esta especie es muy similar a *H. lancetum* y *H. arenicola*.

Itô (1973) había señalado ya algunas diferencias menores en el endópodo del maxilipedio y en la maxila entre su material y las ilustraciones de Rouch (1962), pero estas son probablemente atribuibles a deficiencias en las ilustraciones originales. La porción frontal del cefalotórax tiene una gran mancha de color rojo brillante que luce diferente a un ojo naupliar típico, aunque podría tener función fotosensitiva (Itô 1973). No se observó variabilidad morfológica. El espécimen hembra estudiado por Itô (1973: Figuras 5, 6 (1-8), 7) fue designado por Sciberras *et al.* (2017) como holotipo de *H. pseudoarenicola*, de acuerdo con los artículos 72.5.6 y 73.1.4 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). .

Clave actualizada de géneros de Ectinosomatidae

La incertidumbre evidenciada al reconocer los caracteres por los que se reconocen los géneros de esta familia, sumada al descubrimiento reciente del nuevo género *Pontobradia* Apostolov, 2011, encontrado entre 2.350 y 2.974 m de profundidad en las costas de Islandia, requería una actualización de la clave genérica de Kihara & Huys (2009). La revisión efectuada para poder describir *Halectinosoma parejae* y la fecunda discusión con el Prof. Huys en Londres llevaron a confeccionar una nueva clave genérica, que fue incluida en el trabajo de Sciberras *et al.* (2017). Esta clave es aplicable a ambos sexos de los miembros de los 22 géneros que actualmente se reconocen como válidos dentro de la familia.

1. Cuerpo cilíndrico con cefalotórax rectangular en vista dorsal; cuerpo con aproximadamente del mismo ancho en toda su longitud2
 - Cuerpo fusiforme con cefalotórax sub-triangular en vista dorsal; mayor ancho corporal usualmente en el margen posterior del cefalotórax; el urosoma se estrecha gradualmente hacia el extremo posterior7
 - Cuerpo con un prosoma deprimido dorsoventralmente, claramente más ancho que el urosoma20
2. Exópodo de la antena bisegmentado; maxila prénsil, con una articulación importante entre la sincoxa delgada y la alobase delgada *Noodtiella* Wells, 1965
 - Exópodo de la antena unisegmentado o trisegmentado; maxila no prénsil con, como mucho, un ligero ángulo entre la sincoxa y la alobase3
3. Endópodos de P2-P4 bisegmentados*Ectinosomoides* Nicholls, 1945
 - Endópodos de P2-P4 trisegmentados4
4. Somito anal con armadura dorsal, ya sean garras, pliegues o procesos espiniformes alrededor de la abertura anal; exópodo de P5 con tres setas marginales y una seta superficial*Arenosetella* Wilson, 1932
 - Somito anal sin dicha ornamentación5
5. Exópodo de la antena unisegmentado*Tetanopsis* Brady, 1910
 - Exópodo de la antena trisegmentado6
6. P5 de la hembra con setas foliáceas en el exópodo y basiendópodo, exópodo con tres setas marginales y ninguna seta superficial; exópodo de P5 del macho con cuatro setas marginales normales*Oikopus* Wells, 1967

- P5 con setas normales en el exópodo y basiendópodo en ambos sexos, exópodo con tres setas marginales y típicamente con una seta superficial [ausente en *Hastigerella noodti* Soyer, 1974 = *Glabrotelson soyeri* (Bodin, 1976)] *Glabrotelson* Huys en Kihara & Huys, 2009
- 7. Endópodos de P1–P4 bisegmentados *Pseudectinosoma* Kunz, 1935
- Endópodo de P1 bisegmentado o trisegmentado, endópodos de P2–P4 trisegmentados 8
- 8. Endópodo de P1 prénail 9
- Endópodo de P1 no prénail 12
- 9. Endópodo de P1 bisegmentado 10
- Endópodo de P1 trisegmentado *Klieosoma* Hicks & Schriever, 1985
- 10. P1–P2 exp-3 con dos elementos externos 11
- P1–P2 exp-3 con tres elementos externos *Halophytophilus* Brian, 1919
- 11. Anténula con una espina larga en el segmento 2 (y a menudo en el segmento 1 y 3); exópodo de la antena rudimentario, con 1-3 setas pequeñas; P1 enp-2 con cuatro elementos (1-2 pinados y con forma de garra) *Bradyellopsis* Brian, 1925
- Segmentos de la anténula 1-3 con elementos setiformes; exópodo de la antena bien desarrollado, trisegmentado; P1 enp-2 con seis elementos (el elemento externo bífido y con forma de garra) *Chaulionyx* Kihara & Huys, 2009
- 12. Maxila prénail, con sincoxa y alobase que forman un ángulo recto; exópodo de P5 pobremente desarrollado, corto, fusionado al basiendópodo en la hembra y separado en el macho, con tres setas marginales y sin setas superficiales; cuerpo muy pequeño (< 300 µm) *Sigmatidium* Giesbrecht, 1881
- Estas características no combinadas 13
- 13. Exópodo y basiendópodo de P5 fusionados, formando un único plato en ambos sexos 14
- Exópodo y basiendópodo de P5 al menos parcialmente separados 15
- 14. P1–P4 exp-3 con 5, 6, 6, 6 elementos, respectivamente; P6 del macho sin armadura; cuerpo de la hembra pequeño (< 400 µm); habita en aguas continentales subterráneas *Rangabradia* Karanovic & Pesce, 2001
- P1–P4 exp-3 con 6, 7, 8 y 8 elementos, respectivamente; P6 del macho con dos setas; cuerpo de la hembra grande (> 1200 µm); marino, usualmente de aguas profundas *Parabradia* Lang, 1944

15. Tegumento de los somitos con distintivos poros subrectangulares; exópodo de P5 con cuatro setas marginales *Ectinosoma* Boeck, 1865
- Tegumento de los somitos sin poros sub-rectangulares; exópodo de P5 con tres setas marginales y una seta en la superficie anterior 16
16. Mandíbula con gnatobase rudimentaria, base alargada y ramas filiformes, cada una con 2-3 setas terminales; exópodo de la antena sin espinas laterales *Ectinosomella* Sars, 1910
- Estas características no combinadas17
17. Tercer segmento de la anténula de la hembra tres veces más largo que ancho; endópodo mandibular con una seta gruesa lateralmente; P1–P4 exp-3 con dos espinas externas; planctónico (ocasionalmente en el sedimento) *Microsetella* Brady & Robertson, 1873
- Estas características no combinadas18
18. Cuerpo comparativamente robusto, con la separación entre prosoma y urosoma usualmente marcada (excepción: *Bradya kurtzschminkei* Seifried & Martínez Arbizu, 2008, que tiene hábito aplanado dorsoventralmente); antena con dos setas en el segmento proximal del exópodo y una seta en el segmento proximal del endópodo; exópodo mandibular con al menos cinco setas; maxilipedio robusto con un endópodo corto usualmente fusionado en un ángulo con la base y que lleva cuatro setas conspicuas *Bradya* Boeck, 1873
- Cuerpo comparativamente delgado, sin separación marcada entre prosoma y urosoma; antena con menos de dos setas en el segmento proximal del exópodo (excepción: *Pseudobradya ambigua* Sars, 1920, que tiene dos) y ninguna seta en el segmento proximal del endópodo; exópodo mandibular generalmente con menos de cinco setas; maxilipedio usualmente delgado y recto con un endópodo separado que lleva una seta pequeña y cuatro setas conspicuas 19
19. Anténula con o sin mancha pigmentada oscura dentro de los tres segmentos proximales; maxila prénsil, alobase usualmente truncada distalmente y con un endópodo trisegmentado (aunque a veces el endópodo es muy pequeño y la segmentación es difícil de discernir; reducido a un cilindro estrecho de tres segmentos en *P. leptognatha* Sars, 1920); maxilipedio corto y robusto*Pseudobradya* Sars, 1904

- Anténula sin mancha pigmentada; maxila a lo sumo con un ligero ángulo entre sincoxa y alobase, la última generalmente se va atenuando distalmente, endópodo trisegmentado, pero siempre pequeño, su morfología no es claramente discernible; maxilipedio generalmente delgado *Halectinosoma* Vervoort, 1962
- 20. Endópodo de P1 trisegmentado; exópodo de P5 (♀) con cuatro elementos marginales *Pontobradya* Apostolov, 2011
- Endópodo de P1 bisegmentado; exópodo de P5 (♀) con tres elementos marginales y una seta superficial *Peltobradya* Médioni & Soyer, 1968

4

Una nueva especie de Nannopodidae del estuario de Bahía Blanca

La tercera especie en orden de importancia numérica en los muestreos realizados en el estuario de Bahía Blanca fue un integrante de la familia Nannopodidae Brady, 1880 (Figura 1.1).²

Los miembros de esta familia son habitantes comunes en aguas profundas y latitudes altas, aunque ciertos géneros han sido reportados en profundidades menores e incluso en aguas costeras (Boxshall & Halsey 2004). Su historia taxonómica es complicada.

La familia cuenta con pocos géneros, con *Nannopus* Brady, 1880 como tipo, inicialmente propuesto dentro de la familia Harpacticidae Dana, 1846, en la nueva subfamilia Nannopinae Brady, 1880.

Sars (1909) transfirió *Nannopus* a la familia Cletodidae Scott T., 1904, pero Por (1986) planteó las características diagnósticas de la nueva familia Huntemanniidae, en la que incluyó a *Nannopus*. Por ser este el tipo de un taxón del grupo familia más antiguo, Huys & Kihara (2010) sinonimizaron justificadamente Huntemanniidae y Nannopodidae, reconociendo la prioridad de este último.

El género *Nannopus* fue originalmente monotípico, al incluir solo a *Nannopus palustris* Brady, 1880, descrita a partir de un único ejemplar y con una descripción e ilustraciones insuficientes (Kim *et al.* 2017). La vaguedad de la descripción de la especie tipo dio lugar a una gran confusión taxonómica en la reinterpretación de los límites de *N. palustris* por diversos autores (Canu 1892; Sars 1909; Scott A. 1902; entre otros). Para las sucesivas comparaciones, los especímenes de Canu (1892) y de Scott A. (1902) fueron aceptados como estándares adecuados, a pesar de que sus descripciones

² La segunda en abundancia total corresponde a una especie, posiblemente nueva, del género *Delavalia* Brady, 1868 (Miraciidae) (Figura 1.1), pero por tratarse de un género polifilético (Karanovic & Kim 2004), con 60 especies aparentemente válidas, muchas de ellas incompletamente descritas o conflictivas, se optó por no anticipar aquí una descripción que no permitiría por ahora resolver el problema, ya que es necesaria una revisión completa de este taxón nominal.

tenían grandes diferencias con la publicada por Brady (1880). Estas discrepancias con la descripción original generaron el concepto de que esta era una especie muy variable morfológicamente (Fiers & Kotwicki 2013).

Numerosas especies de harpacticoideos, incluso meiobentónicas, han sido consideradas cosmopolitas (Chertoprud *et al.* 2010; Wells 1986), a pesar de su limitado potencial reproductivo y de dispersión (Giere 2009). Estudios recientes revelaron que estas formas (“especies”) cosmopolitas meiobentónicas constituyen complejos genéticos, a menudo morfológicamente divergentes de sus especies hermanas (Garlitska *et al.* 2012). Uno de estos casos es *Nannopus palustris*, originalmente descrita para las islas británicas y reportada en numerosas localidades alrededor del mundo, entre ellas, en el estuario de Bahía Blanca (Diodato *et al.* 2006; Dutto *et al.* 2012; Hoffmeyer 2004). Lamentablemente los registros locales no incluyeron descripciones ni ilustraciones.

Nannopus palustris fue reportado para hábitats diferentes, desde sublitorales a estuarinos, en sedimentos desde arenosos a totalmente limosos, en el mar y en ambientes de agua dulce, de localidades distribuidas alrededor de todo el globo (Fiers & Kotwicki 2013), asumiendo que era una especie única, cosmopolita y altamente variable, con un amplio rango de eurihalinidad y termotolerancia (Garlitska *et al.* 2012). Muchas de las variaciones morfológicas repetidamente informadas para este harpacticoideo no son consistentes con las descripciones tempranas de Canu (1892) y Scott A. (1902), y fueron atribuidas a las variaciones geográficas y ecológicas. Estudios genéticos y morfológicos recientes sugieren que son especies crípticas y, por lo tanto, se requiere un mayor análisis de las poblaciones para develar este curioso patrón de distribución (Garlitska *et al.* 2012).

Por otro lado, Lilljeborg (1902) introdujo el género *Ilyophilus*, con su especie tipo *I. flexibilis* Lilljeborg, 1902, que fue subsecuentemente sinonimizada con *Nannopus palustris* por Sars (1909). Fiers & Kotwicki (2013) reportaron numerosas y notables diferencias entre *N. palustris* según Brady (1880) y *N. palustris* según Sars (1909) (= *Ilyophilus flexibilis* Lilljeborg, 1902) y propusieron que esta última fuera considerada una especie diferente, bajo el nombre de *Nannopus flexibilis* (Lilljeborg, 1902).

La descripción original de *Nannopus* afirmaba que las ramas internas del tercer y cuarto pares de patas eran rudimentarias y consistían solo en un par de setas (Brady 1880). Las descripciones posteriores de *Nannopus* con el endópodo de P3 bisegmentado y el endópodo de P4 unisegmentado se originaron en la reinterpretación que hizo Canu

(1892), al afirmar que la figura 20 de Brady (1880), rotulada como P3, se refería en realidad a P4. Esta reinterpretación fue aceptada por autores posteriores (Fiers & Kotwicki 2013; Gurney 1932; Kikuchi & Yokota 1964; Kornev & Chertoprud 2008; Sars 1909; Scott A. 1902; Shen & Tai 1964; Vakati *et al.* 2016; Wells 1971), pero Kim *et al.* (2017) sugirieron que el concepto de *Nannopus palustris* utilizado hasta ese momento podría ser incorrecto a la luz del descubrimiento, en aguas de Corea, de la nueva especie *N. parvipilis* Kim, Choi & Yoon, 2017, que tiene el endópodo de P3 unisegmentado, como en la definición original del género. Para estos autores la segmentación del endópodo de P3 es una característica suficiente para diferenciar las especies de *Nannopus* (con el endópodo de P3 unisegmentado) de las que tienen el endópodo de P3 bisegmentado. Por otro lado, Kim *et al.* (2017) argumentaron que la diagnosis del género *Ilyophilus* Lilljeborg, 1902, por mucho tiempo considerado un sinónimo *junior* de *Nannopus*, coincide entre otras características con las de P3 y P4 descritas por Canu (1892). En consecuencia, redefinieron el género *Nannopus*, reinstalaron el género *Ilyophilus* con una diagnosis enmendada y reubicaron en él las especies de Nannopidae con endópodo de P3 bisegmentado. Dado que el ejemplar descrito como *Nannopus palustris* por Canu (1892) posee un endópodo de P3 bisegmentado, no pertenece a ese género y fue reasignado como una especie diferente: *Ilyophilus canui* Kim, Choi & Yoon, 2017.

Actualmente la familia Nannopodidae abarca ocho géneros: *Nannopus* Brady, 1880, *Huntemannia* Poppe, 1884, *Pontopolites* Scott, 1894, *Ilyophilus* Lilljeborg, 1902, *Rosacletodes* Wells, 1985, *Laophontisochra* George, 2002, *Acuticoxa* Huys & Kihara, 2010 y *Talpacoxa* Corgosinho, 2012.

Nannopus Brady, 1880 incluye solo dos especies: *N. palustris* Brady, 1880 y *N. parvipilis* Kim, Choi & Yoon, 2017; mientras que *Ilyophilus* Lilljeborg, 1902 está compuesto por nueve especies: *I. flexibilis* Lilljeborg, 1902, *I. perplexus* Sars, 1909, *I. unisegmentatus* (Shen & Tai, 1964), *I. didelphis* (Fiers & Kotwicki, 2013), *I. hirsutus* (Fiers & Kotwicki, 2013), *I. procerus* (Fiers & Kotwicki, 2013), *I. scaldicola* (Fiers & Kotwicki, 2013), *I. ganghwaensis* (Vakati, Kihara & Lee, 2016), e *I. canui* Kim, Choi & Yoon, 2017.

Durante este trabajo de tesis se identificó una nueva especie de *Ilyophilus*, que se describe aquí por primera vez sin asignarle un nombre específico, de acuerdo con la Recomendación 8G del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999).

Morfología sinóptica de la familia Nannopodidae

(texto basado en el trabajo de Boxshall & Halsey 2004):

Cuerpo típicamente fusiforme o vermiforme, relativamente fornido, con un límite inconspicuo entre prosoma y urosoma. El cuerpo usualmente carece de una ornamentación compleja. Prosoma con cuatro segmentos; comprende el cefalotórax, que lleva incorporado el primer somito pedígero, y tres somitos pedígeros libres. Urosoma con cinco segmentos en la hembra; comprende el quinto somito pedígero, el somito genital doble y tres somitos abdominales. Opérculo anal usualmente bien desarrollado, con o sin espinulación. Somito genital doble subdividido por una sutura dorsolateral. El aparato genital comprende aberturas genitales pares, a veces conectadas por una hendidura genital transversal, localizados ventralmente en el somito genital doble; poro copulador situado en la línea media ventral, posterior a las aberturas genitales. Urosoma con seis segmentos en el macho; comprende el quinto somito pedígero, el somito genital y cuatro somitos abdominales libres. Aberturas genitales pares, localizadas ventrolateralmente; típicamente solo un lado es funcional; opérculo genital fusionado al somito. Ramas caudales típicamente cortas, con seis setas, a veces modificadas con procesos espinosos o con una forma lobulada irregular.

Rostro siempre bien desarrollado; a veces se afina y termina en punta, o redondeado y romo, o en forma de pala con rebordes laterales y punta bífida. Ojo naupliar presente o ausente. Anténula con cinco o seis segmentos en la hembra; filamentos sensitivos presentes en el cuarto segmento y en el segmento apical, en caso de haber seis segmentos. Antena birramea; con coxa separada; alobase con una o dos setas abexopodales; endópodo libre unisegmentado, que típicamente lleva dos elementos robustos, no geniculados, subapicales, y cuatro terminales; a veces con cinco elementos terminales, que incluyen tres o cuatro setas geniculadas; exópodo unisegmentado; bien desarrollado con tres o cuatro setas, o reducido y pequeño con una o dos setas apicales, o ausente. Labro con un proceso bífido anterior en algunos machos. Mandíbula con gnatobase coxal bien desarrollada y palpo pequeño. Palpo bisegmentado que comprende la base, con una o dos setas internas, y un segmento endopodal único, con dos, tres o cuatro setas; con o sin un exópodo diminuto que lleva una seta apical; o palpo unisegmentado, que lleva la rama incorporada a la base, con cuatro setas como máximo. Maxílula con artrito precoxal bien desarrollado, que lleva ocho elementos

distales y dos setas en la superficie posterior; coxa con endito que lleva dos setas, epipodito coxal ausente o posiblemente representado por una única seta; base y rama fusionada; enditos basales representados por grupos apicales y subapicales de dos o tres setas; cada rama representada por un grupo de dos setas en pequeños lóbulos sobre el margen distal externo. Maxila típicamente con dos enditos de la sincoxa, a menudo alargados; endito proximal con dos o tres espinas pinadas, endito distal con tres setas; alobase con una garra gruesa más tres setas como máximo; endópodo libre, representado por un pequeño segmento con cuatro setas como máximo, a veces reducido a una única seta. Maxilipedio que comprende una sincoxa grande con una espina interna distal muy desarrollada; base sin setas en el margen interno; endópodo con un segmento libre que lleva la garra distal más una o dos setas pequeñas; garra a veces reducida, raramente fusionada al segmento.

Primer par de patas natatorias típicamente con las coxas fusionadas formando una placa transversal robusta, con esclerito intercoxal reducido. Coxa normal y esclerito intercoxal a veces presente, como en *Nannopus*. Exópodo básicamente trisegmentado, pero con tendencia a la fusión de los segmentos. Endópodo bisegmentado en *Nannopus*, usualmente unisegmentado y a veces formando un proceso espinoso, robusto, sin armadura. P2-P4 típicamente con exópodos trisegmentados; endópodos bisegmentados, unisegmentados o ausentes. Endópodo de P3 trisegmentado en los machos, con una apófisis externa en el segmento medio. Espinas exopodales de P1 a menudo extremadamente robustas.

Quinto par de patas con el lóbulo externo del basiendópodo bien desarrollado; exópodo fusionado o separado; esclerito intercoxal ausente. Hembra a menudo con un lóbulo endopodal poco desarrollado, que lleva cuatro setas como máximo; raramente bien desarrollado y armado con seis setas; exópodo o lóbulo exopodal con cinco setas como máximo. Macho similar a la hembra, pero con dos setas como máximo en el lóbulo endopodal; exópodo o lóbulo exopodal con cuatro setas como máximo.

Sexta pata representada por tres setas en el opérculo genital del macho; con una seta o sin armadura en la hembra. Huevos retenidos en un par de sacos ovígeros, o en una única masa de huevos ventral, como en *Nannopus*.

Dimorfismo sexual: en anténulas, segmentación genital, P5 y P6. También en P2 (seta externa del segmento endopodal distal modificada en el macho), P3 (endópodo trisegmentado con apófisis externa en el segmento medio) y P4 (espina externa del segmento endopodal distal modificada).

Resultados

Familias **Nannopodidae** Brady, 1880

Género *Ilyophilus* Lilljeborg, 1902

Especie tipo: *Ilyophilus flexibilis* Lilljeborg, 1902

Ilyophilus sp. nov. (inérita)

Material examinado: *Holotipo:* hembra adulta disecada y montada en glicerina, en siete portaobjetos, fecha de recolección: 24 de febrero, 2015. *Paratipos:* tres hembras disecadas y montadas en glicerol, en cuatro, cinco y seis portaobjetos respectivamente, fecha de recolección: 24 de febrero, 2015; un macho adulto (alotipo) disecado y montado en glicerol, en cuatro portaobjetos, fecha de recolección: 24 de febrero, 2015; un macho adulto disecado y montado en glicerol, en cuatro portaobjetos, fecha de recolección: 24 de febrero, 2015.

Localidad tipo: Argentina, provincia de Buenos Aires; franja media de la playa mesolitoral de Arroyo Pareja (38°53'S, 62°07'W); sedimento limo-arcilloso con *Spartina alterniflora*.

Descripción de la hembra (holotipo). Largo del cuerpo 531 µm. Cuerpo fusiforme (Figura 4.1a). El color de los especímenes preservados es amarillo pálido. Rostro prominente (Figura 4.1b) fusionado con el cefalosoma, redondeado con una hilera de sétulas. Prosoma con cuatro somitos comprendiendo el cefalotórax y tres somitos pedígeros libres. Cefalotórax (Figura 4.1a) atenuado anteriormente en vista dorsal, comprendiendo alrededor del 26% del largo total del cuerpo, margen posterior aserrado, márgenes laterales con espínulas, con dos sensilas en vista dorsal.

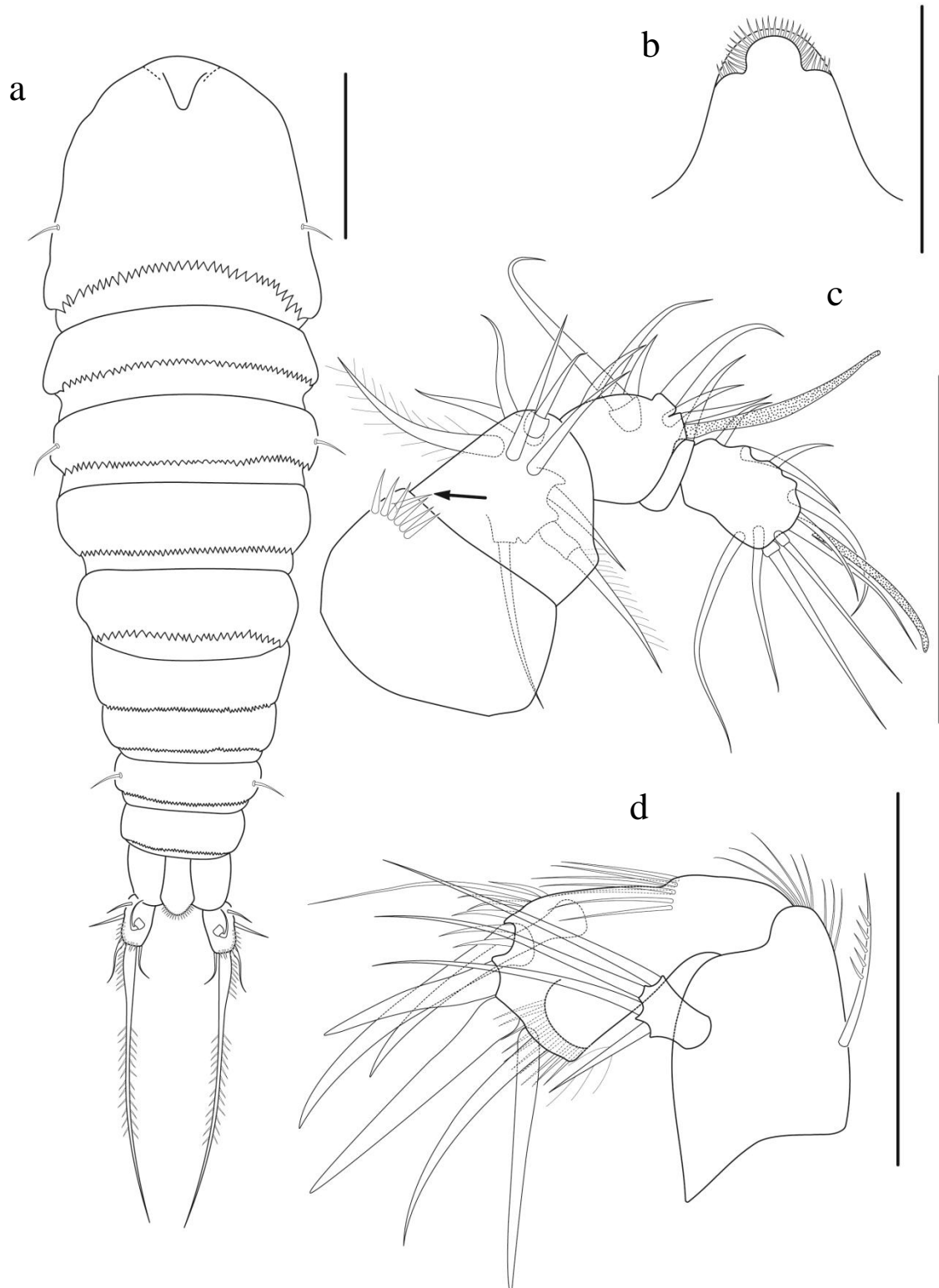


Figura 4.1. *Ilyophilus sp. nov.*, holotipo hembra: a, hábito, dorsal; b, rostro, ventral; c, anténula, ventral (espina del primer segmento marcada por una flecha); d, antena. Escalas: a, 100 μm ; b-d, 50 μm .

Urosoma (Figuras 4.2a-c) que comprende el somito que lleva P5, el somito genital doble y tres urosomitos libres. Somito genital y tercer urosomito completamente fusionados en vista ventral, pero con una sutura dorsolateral que indica la segmentación original (Figuras 4.2a-b). Ornamentación del cuerpo (Figuras 4.1a, 4.2a-c): márgenes posterodorsales y laterales de todos los somitos, excepto el anal, notablemente aserrados; márgenes posteroventrales del somito genital y los últimos tres urosomitos con espínulas; somito que lleva P3 y primer urosomito libre con dos sensilas en vista dorsal. Somito anal con opérculo bien desarrollado, redondeado, con sétulas en la superficie dorsal (Figura 4.2b).

Rama caudal (Figuras 4.2a-c) cilíndrica, con una separación clara entre la rama y el somito anal, con una hilera de sétulas sobre el margen posteroventral externo y armada con siete setas: seta I corta, desnuda, que sale ventralmente cerca del margen proximal de la rama; seta II desnuda, sale dorsalmente cerca del margen proximal de la rama; seta III casi tan larga como el ancho de la rama, desnuda, sale de la mitad de la rama, cerca del borde externo; seta IV desnuda, ligeramente más larga que la seta III, localizada en el margen posterior externo; seta V bien desarrollada, más gruesa que el resto de las setas, hinchada cerca del sitio de inserción, bipinada, excepto en la región proximal, donde solo tiene espínulas sobre el margen externo, 7,5 veces más larga que la seta IV (largo total seta V = 190 μm); seta VI desnuda, ligeramente más corta que la seta IV, localizada en el margen posterior interno; seta VII desnuda, articulada, que sale de la superficie dorsal.

Anténula (Figura 4.1c): con cinco segmentos, corta y compacta; primer segmento con una hilera de espínulas. Filamentos sensitivos en el tercer y quinto segmentos. Fórmula setal: 1-[1], 2-[7+1 bipinada+1pinada], 3-[7+1ae], 4-[1], 5-[9+(1+ae)].

Antena (Figura 4.1d): compuesta por alobase, endópodo unisegmentado y exópodo unisegmentado. Alobase con una hilera distal de sétulas y una seta pinada abexopodal. Exópodo con cuatro elementos, uno de ellos escasamente bipinado, los otros tres, desnudos. Endópodo con hileras de espínulas largas en la mitad del margen externo, en la esquina distal externa y en la esquina distal interna; armado con cuatro elementos gruesos y rígidos y dos elementos delgados.

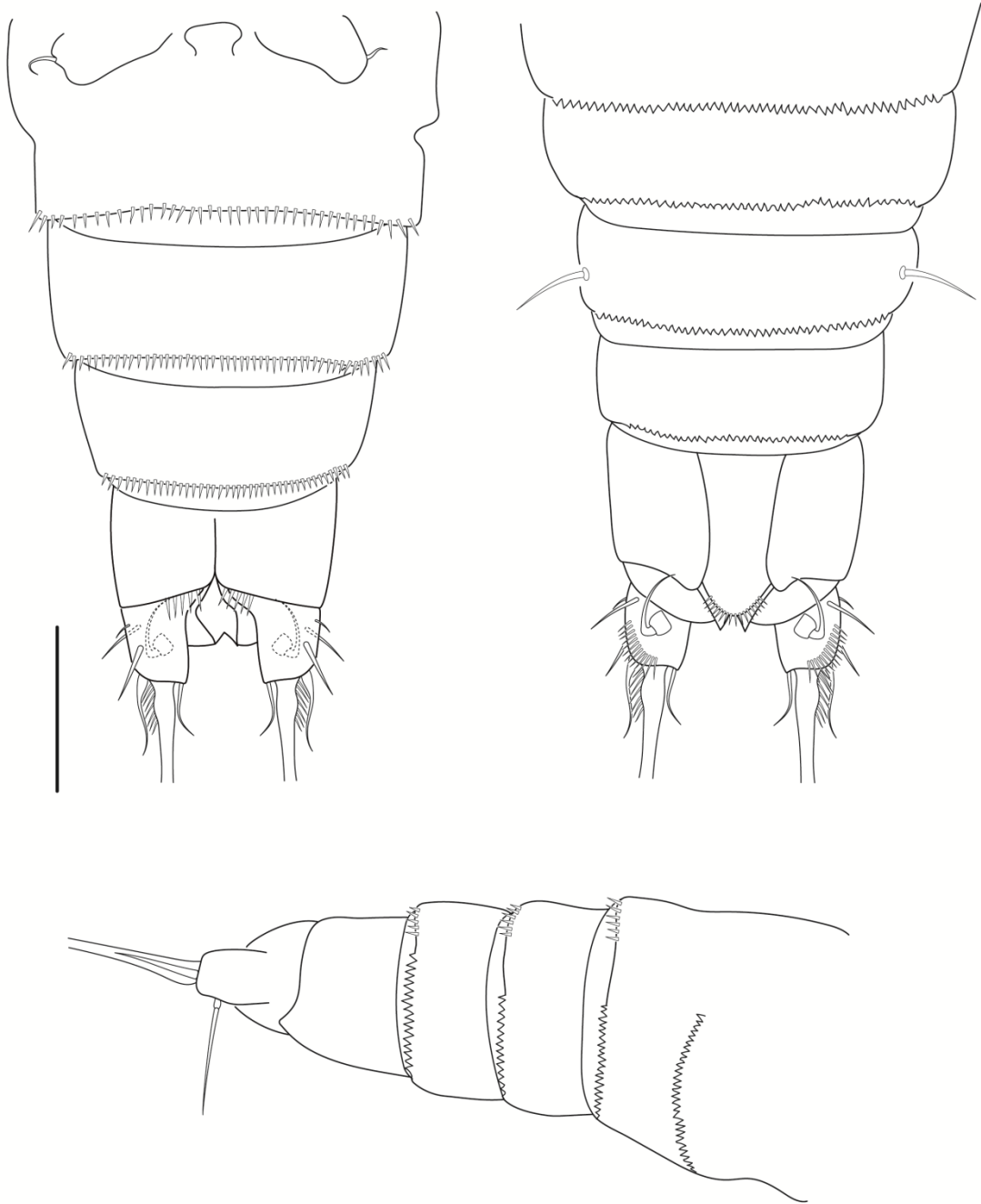


Figura 4.2. *Ilyophilus sp. nov.*, holotipo hembra: a, urosoma, ventral; b, urosoma, dorsal; c, urosoma, lateral. Escala: 50 μ m.

Mandíbula (Figura 4.3a): gnátobase bien desarrollada, borde cortante con tres dientes rígidos, multicuspidados. Palpo mandibular unisegmentado, ramas incorporadas a la base, armado con cuatro setas (una basal, dos exopodales y una endopodal).

Maxílula (Figura 4.3b): con artrito precoxal bien desarrollado con dos setas superficiales delgadas y desnudas, cuatro espinas gruesas y dos setas pinadas. Endito coxal con dos setas. Base y ramas (endópodo y exópodo) fusionadas, con ocho setas: cinco basales (una pinada, dos plumosas y dos desnudas), una endopodal y dos exopodales.

Maxila (Figura 4.3c): sincoxa con dos enditos, cada uno con tres elementos desnudos, confluentes con el segmento. Alobase con una hilera de espínulas y una garra gruesa acompañada de una seta. Endópodo incorporado a la base, representado por una proyección corta con dos setas.

Maxilipedio (Figura 4.3d): subquelado, trisegmentado. Sincoxa más corta que la base, con tres hileras de espínulas y una hilera de sétulas sobre la superficie. Base con dos hileras de sétulas sobre la superficie. Endópodo con una garra gruesa y plumosa, y dos setas cortas y desnudas.

P1 (Figura 4.4a): base con una hilera de espínulas largas sobre el margen externo, dos hileras de espínulas cerca de la inserción del endópodo, una hilera de espínulas sobre el margen interno, una seta externa y una espina interna. Exópodo trisegmentado; todos los segmentos con una hilera de espínulas largas y gruesas sobre el margen externo de la superficie anterior y una hilera de espínulas largas sobre el margen externo de la superficie posterior; primer segmento con una espina desnuda externa; segundo segmento con sétulas sobre el margen interno, una espina desnuda externa y una seta plumosa interna; tercer segmento con dos espinas externas, una de ellas desnuda y la otra con sétulas sobre el margen interno, y dos elementos apicales (el externo con sétulas en el margen interno, y el interno con sétulas en ambos márgenes). Endópodo bisegmentado; ambos segmentos con una hilera externa de espínulas largas y una hilera interna de sétulas; primer segmento con una hilera de espínulas en la esquina distal interna, sin armadura; segundo segmento con espínulas largas distales, una espina desnuda externa, una seta plumosa apical y una seta plumosa interna.

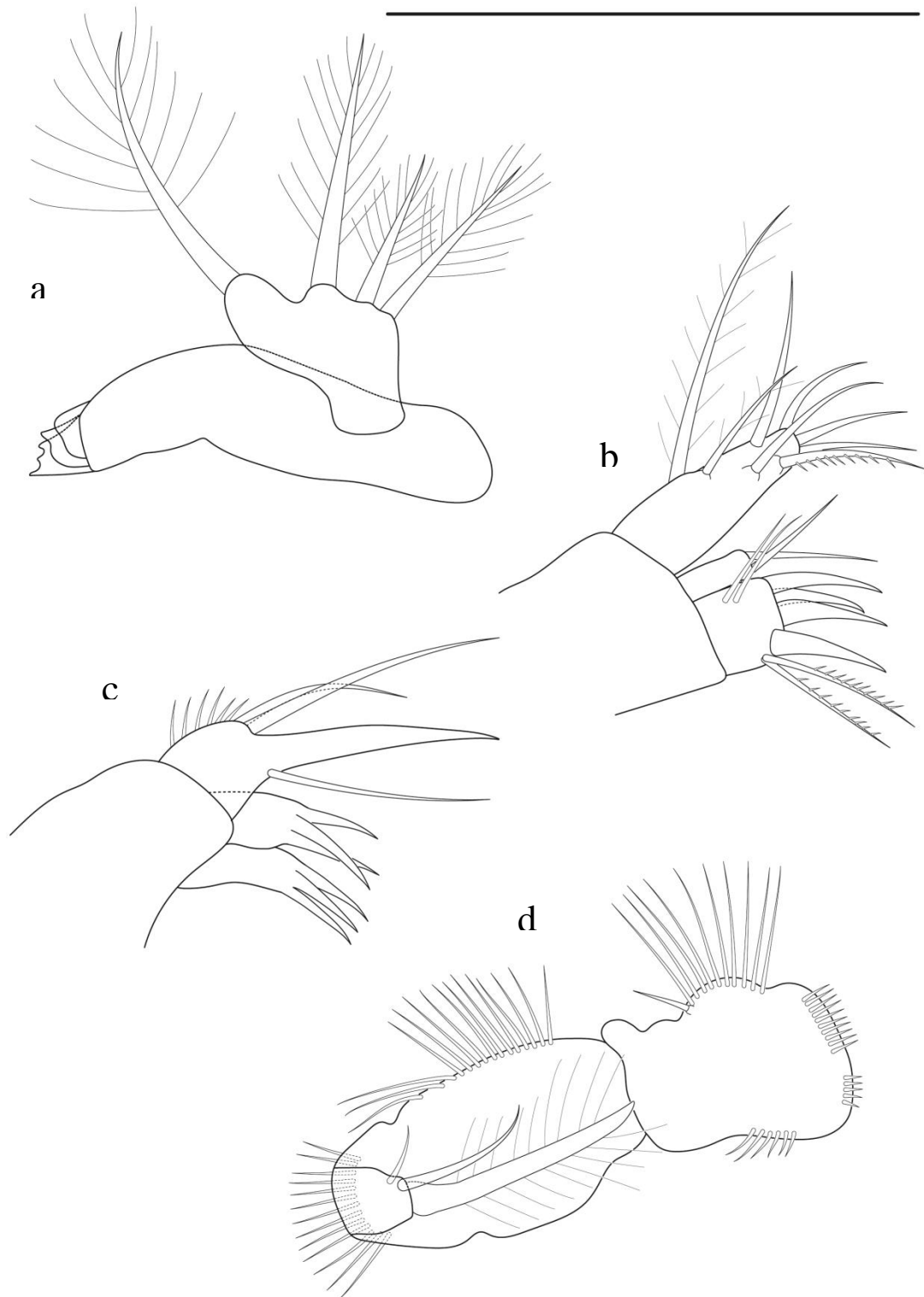


Figura 4.3. *Ilyophilus sp. nov.*, holotipo hembra: a, mandíbula; b, maxílula; c, maxila; d, maxilipedio. Escala: 50 μm .

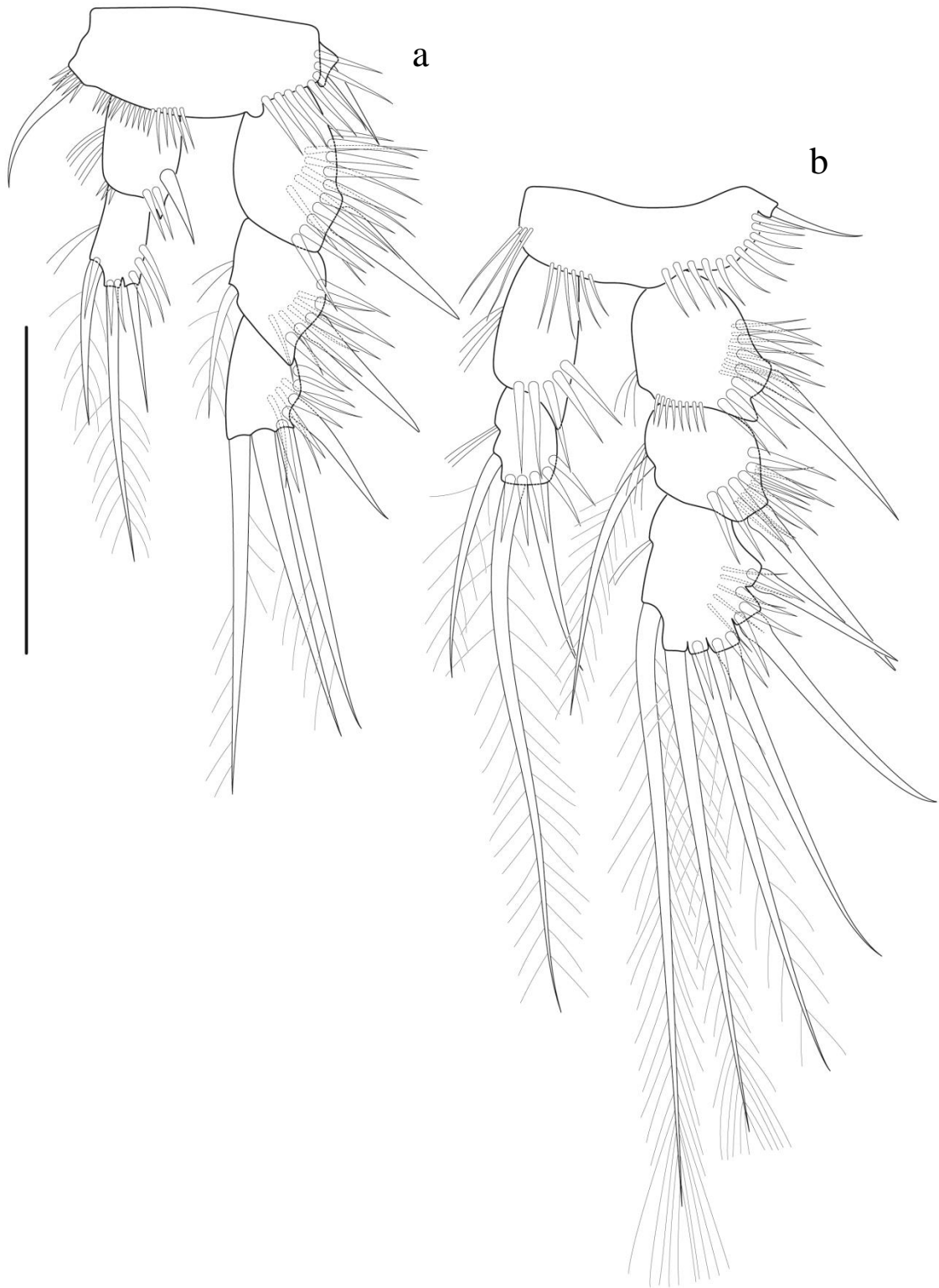


Figura 4.4. *Ilyophilus sp. nov.*, holotipo hembra: a, P1, anterior; b, P2, anterior. Escala: 50 μm .

P2 (Figura 4.4b): base con una hilera de espínulas sobre el margen externo, una hilera de sétulas cerca de la inserción del endópodo, una hilera de sétulas sobre el margen interno y una seta desnuda externa. Exópodo trisegmentado; todos los segmentos con una hilera de espínulas largas y gruesas sobre el margen externo de la superficie anterior, una hilera de espínulas largas sobre el margen externo de la superficie posterior y una hilera de sétulas sobre el margen interno; primer segmento con una hilera de espínulas en la esquina distal interna y una espina desnuda externa; segundo segmento con una espina desnuda externa y una seta plumosa interna; tercer segmento con tres espinas desnudas externas, dos elementos plumosos apicales, y una seta plumosa interna. Endópodo bisegmentado; ambos segmentos con una hilera distal externa de espínulas, y una hilera interna de sétulas; primer segmento sin armadura; segundo segmento con una espina desnuda externa, una seta plumosa apical y una seta plumosa interna.

P3 (Figura 4.5a): base con una hilera de espínulas sobre el margen externo, una hilera de espínulas cerca de la inserción del endópodo, una hilera de sétulas sobre el margen interno y una seta plumosa externa. Exópodo trisegmentado; todos los segmentos con una hilera de espínulas largas y gruesas sobre el margen externo de la superficie anterior, una hilera de espínulas largas sobre el margen externo de la superficie posterior y una hilera de sétulas sobre el margen interno; primer segmento con una hilera de espínulas en la esquina distal interna y una espina desnuda externa; segundo segmento con una hilera de espínulas en la esquina distal interna, una espina desnuda externa y una seta plumosa interna; tercer segmento con tres espinas desnudas externas, dos elementos plumosos apicales y dos setas plumosas internas. Endópodo bisegmentado; ambos segmentos con espínulas largas distales y una hilera interna de sétulas; primer segmento sin armadura; segundo segmento con una espina desnuda externa, una seta plumosa apical y una seta plumosa interna.

P4 (Figura 4.5b): base con una hilera de espínulas sobre el margen externo, una hilera de espínulas cerca de la inserción del endópodo, una hilera de sétulas en la esquina distal interna y una seta externa con sétulas sobre el margen interno. Exópodo trisegmentado; todos los segmentos con sétulas en el margen interno; primer segmento con una hilera de espínulas largas sobre el margen externo, una hilera de espínulas en la esquina distal interna y una espina desnuda externa; segundo segmento con una hilera de espínulas largas sobre el margen externo, una hilera de espínulas en la esquina distal interna, una espina desnuda externa y una seta plumosa interna; tercer segmento con una

hilera de espínulas largas sobre el margen externo de la superficie posterior, tres espinas desnudas externas, dos elementos plumosos apicales y dos setas internas, una de ellas plumosa, la otra pinada. Endópodo unisegmentado con dos setas apicales, una larga y plumosa, la otra corta y desnuda.

Fórmula setal como se muestra a continuación:

| | Exópodo | Endópodo |
|----|---------|----------|
| P1 | 0.1.022 | 0.111 |
| P2 | 0.1.123 | 0.111 |
| P3 | 0.1.223 | 0.111 |
| P4 | 0.1.223 | 020 |

P5 (Figura 4.6a): basiendópodo representado por una placa alargada transversalmente con espínulas sobre el margen distal interno; seta basal externa con sétulas sobre el margen interno; lóbulo endopodal con cuatro elementos plumosos. Exópodo separado del basiendópodo; con cinco elementos, el más externo desnudo y corto, los otros cuatro plumosos.

P6 (Figura 4.2a): subtriangular, con una seta desnuda.

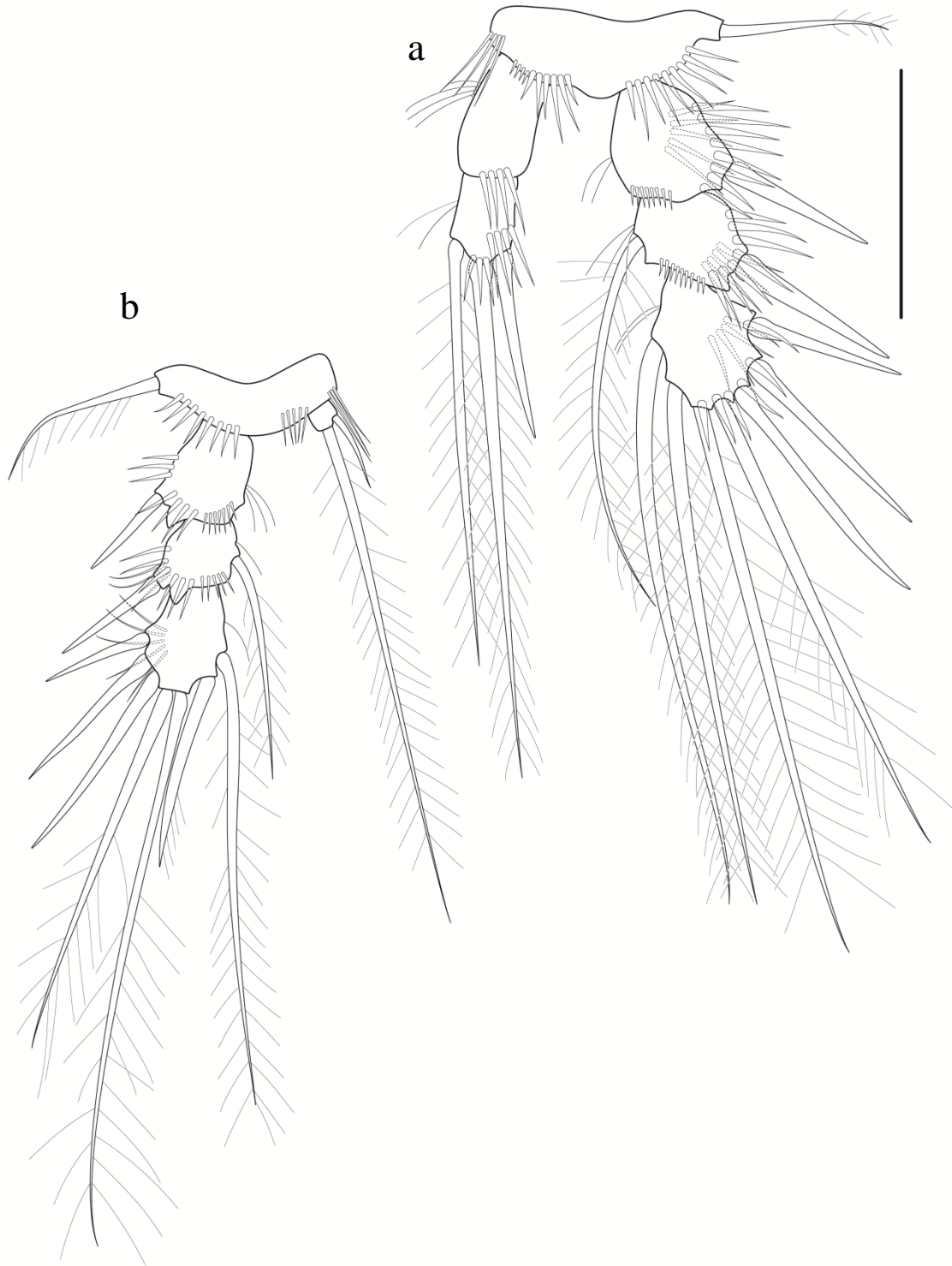


Figura 4.5. *Ilyophilus sp. nov.*, holotipo hembra: a, P3, anterior; b, P4, anterior. Escala: 50 μm .

Descripción del macho (alotipo). Largo del cuerpo 524 μm . Dimorfismo sexual expresado en la anténula, P2, P3, P5, P6, segmentación del urosoma y setas furcales.

Ornamentación del cuerpo en general como en la hembra, excepto porque en el macho, los márgenes posteroventrales de todos los somitos son aserrados además de tener espínulas (Figura 4.6b).

Anténula (Figura 4.6c): con seis segmentos, corta y compacta, geniculación entre el cuarto y quinto segmentos, con filamentos sensitivos en el cuarto y sexto segmentos. Primer y tercer segmentos con una hilera de espínulas. Fórmula setal: 1-[1], 2-[5+4 plumosas], 3-[3], 4-[3], 5-[4+1ae], 6-[5+(1+ae)].

P2 (Figura 4.7a): con espina externa del exp-1, espina externa del exp-2, espinas externas del exp-3 y espina apical externa del exp-3 más gruesas que en la hembra.

P3 (Figura 4.7b): con espina externa del exp-1, espina externa del exp-2, espinas externas del exp-3 y espina apical externa del exp-3 más gruesas que en la hembra. Espina externa del exp-2 fusionada al segmento; elemento interno del exp-2 desnudo y mucho más corto que en la hembra.

P5 (Figura 4.6d): basiendópodo fusionado y confluyente con el somito, espínulas a lo largo del margen posterior. Lóbulo endopodal con cuatro elementos (dos largos y pinados, dos cortos y desnudos); seta basal externa plumosa. Exópodo fusionado con el basiendópodo, con cinco elementos, dos de ellos plumosos y los otros desnudos.

P6 (Figura 4.6b): asimétrica, con la pata izquierda funcional. Representada por una solapa confluyente con el somito; espínulas a lo largo del margen distal; con tres elementos desnudos.

Furca (Figura 4.6b): seta V solo tres veces más larga que la seta IV (seta V = 170 μm). Seta IV con sétulas sobre el margen externo.

Variabilidad: El largo del cuerpo varió entre 505 y 663 μm ($n = 10$; media = 565,4 μm ; desviación estándar = 55,91) en las hembras, y entre 515 y 619 μm ($n = 10$; media = 570,6 μm ; desviación estándar = 35,05) en los machos. La seta V de la rama caudal varió entre 110 y 176 μm ($n = 10$; media = 152,2 μm ; desviación estándar = 18,67) en las hembras, y entre 130 y 202 μm ($n = 10$; media = 171,8 μm ; desviación estándar = 18,77) en los machos.

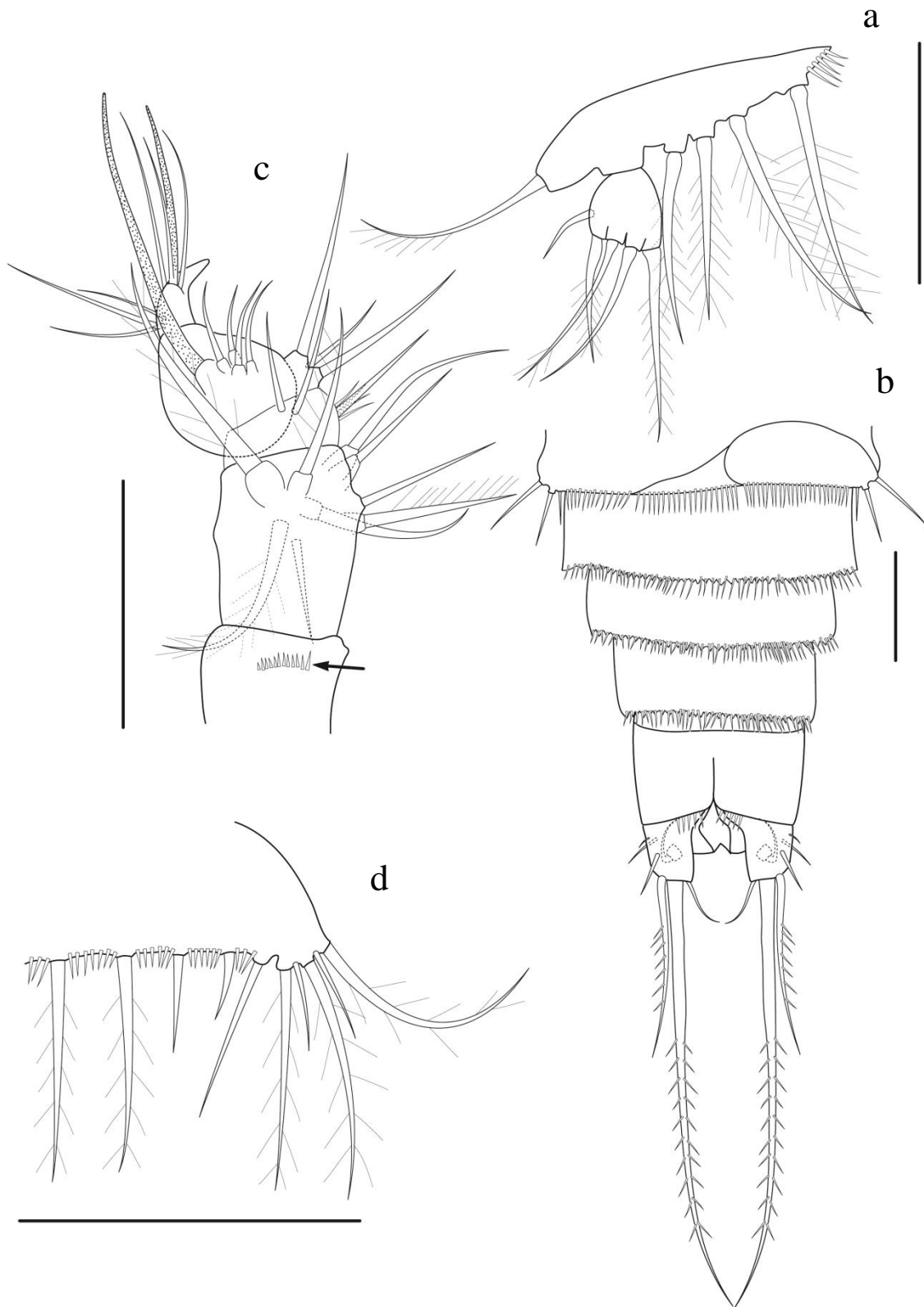


Figura 4.6. *Ilyophilus sp. nov.*, holotipo hembra (a) y alotipo, macho (b-d): a, P5, anterior; b, urosoma, ventral; c, anténula (espina del primer segmento marcada por una flecha); d, P5, anterior. Escalas: 50 μm .

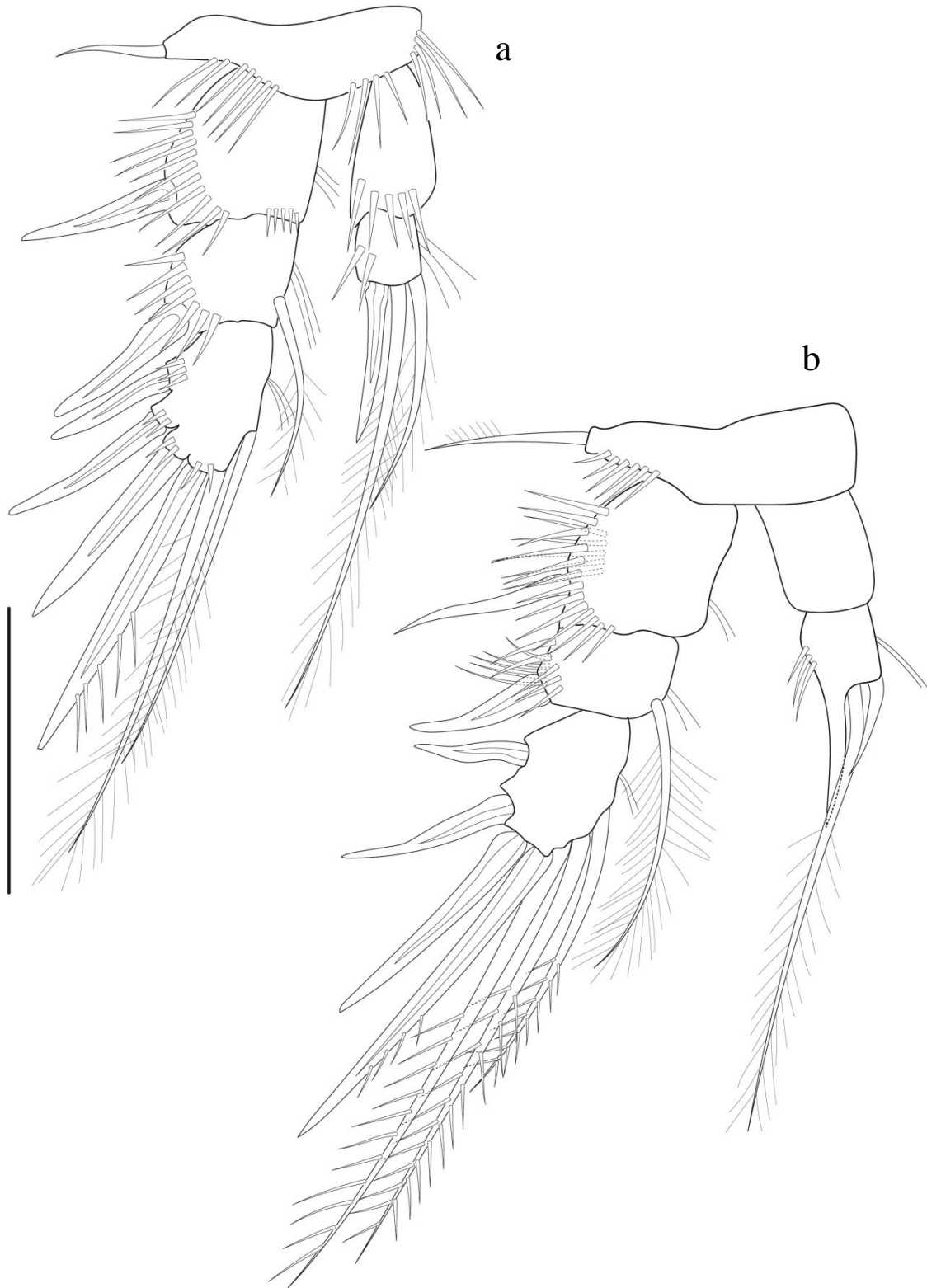


Figura 4.7. *Ilyophilus sp. nov.*, alotipo macho: a, P2, anterior; b, P3, anterior. Escala: 50 μ m.

Discusión

Con la descripción de esta nueva especie, el número de especies válidas del género *Ilyophilus* asciende a diez. Los ejemplares de Arroyo Pareja se asignaron a este género por presentar todas las características diagnósticas definidas por Kim *et al.* (2017): a) cuerpo fusiforme, ligeramente deprimido dorsoventralmente; margen posterior de los somitos usualmente aserrado, aunque estos son lisos en *I. perplexus*; b) rostro en forma de campana, fusionado basalmente al cefalotórax; margen anterior con sétulas; c) ramas caudales alrededor de dos veces más largas que anchas; seta I inserta cerca del margen proximal; seta III inserta ventralmente en posición medial sobre el margen externo; seta V bien desarrollada; d) anténula con cinco segmentos en la hembra; segmentos 3 y 5 con filamento sensitivo; e) alobase de la antena con dos setas abexopodales usualmente, aunque *I. perplexus* tiene solo una; exópodo unisegmentado, con cuatro setas usualmente, aunque *I. perplexus* tiene solo tres; endópodo con seis espinas, aunque *I. perplexus* tiene siete; f) palpo mandibular unisegmentado, ancho, con tres o cuatro setas usualmente, aunque *I. unisegmentatus* tiene cinco; g) maxílula con dos setas pinadas en el artrito precoxal; exópodo representado por dos setas; endópodo representado por una seta; h) maxila con dos enditos en la sincoxa; cada endito con tres elementos; endópodo pequeño, representado por dos setas; i) maxilipedio con una seta pequeña en la sincoxa; endópodo pequeño con una garra y dos setas accesorias; j) exópodo de P1 con tres segmentos; exp-2 con seta interna; exp-3 con dos setas externas y dos elementos apicales; endópodo uni o bisegmentado, no prénsil; k) exópodos de P2-P4 con tres segmentos; endópodos de P2-P3 bisegmentados; endópodo de P4 unisegmentado, muy pequeño, usualmente con una seta larga y plumosa y una seta corta y desnuda, aunque en *I. perplexus* la seta corta está ausente; l) basiendópodo de P5 de la hembra en forma de plato, con tres o cuatro setas; exópodo separado usualmente, aunque en *I. perplexus* está fusionado basalmente al basiendópodo y tiene cuatro o cinco setas; m) macho con dimorfismo sexual en la anténula, P3, P5 y P6; anténula con cinco a seis segmentos, quiróceras; elemento externo de enp-2 de P3 confluyente con el segmento; exópodo de P5 unisegmentado, fusionado basalmente al basiendópodo; P6 representado por tres setas.

La fórmula setal de las patas natatorias (Tabla 4.1) del material de Bahía Blanca permite diferenciarla de *Ilyophilus canui* Kim, Choi & Yoon, 2017, *I. perplexus* Sars, 1909, *I. procerus* (Fiers & Kotwicki, 2013), *I. scaldicola* (Fiers & Kotwicki, 2013) e *I. unisegmentatus* (Shen & Tai, 1964).

Tabla 4.1. Fórmula setal de las especies de *Ilyophilus*, con las diferencias con la nueva especie resaltadas en negrita.

| | P1 | | P2 | | P3 | | P4 | |
|---|----------------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|-------|--------------------------|------------|
| | exp | enp | exp | enp | exp | enp | exp | enp |
| <i>Ilyophilus sp. nov.</i> | 0.1.022 | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1.223 | 0.111 | 0.1.223 | 020 |
| <i>I. flexibilis</i> Lilljeborg, 1902 | 0.1.022 | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1.223 | 0.111 | 0.1.223 | 020 |
| <i>I. didelphis</i> (Fiers & Kotwicki, 2013) | 0.1.022 | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1.223 | 0.111 | 0.1.223 | 020 |
| <i>I. hirsutus</i> (Fiers & Kotwicki, 2013) | 0.1.022 | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1.223 | 0.111 | 0.1.223 | 020 |
| <i>I. ganghwaensis</i> (Vakati, Kihara & Lee, 2013) | 0.1.022 ¹ | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1.223 | 0.111 | 0.1.223 | 020 |
| <i>I. canui</i> Kim, Choi & Yoon, 2017 | 0.1.022 | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1.223 | 0.111 | 0.1. 323 | 020 |
| <i>I. scaldicola</i> (Fiers & Kotwicki, 2013) | 0.1.022 | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1.223 | 0.111 | 0.1. 123 | 020 |
| <i>I. procerus</i> (Fiers & Kotwicki, 2013) | 0.1.022 | 0.111 | 0.1.123 | 0.111 | 0.1. 123 | 0.111 | 0.1. 123 | 020 |
| <i>I. perplexus</i> Sars, 1909 | 0. 0 .022 | 0. 010 | 0.1. 222 | 0.111 | 0.1. 222 | 0.111 | 0.1. 222 | 010 |
| <i>I. unisegmentatus</i> (Shen & Tai, 1964) | 0. 0 .022 | 010 | 0.1. 122 | 0. 011 | 0.1. 222 | 0.111 | 0. 0 . 222 | 020 |

¹ Vakati *et al.* (2013) enumeraron la fórmula como 0.1.013, sin embargo, del dibujo se deduce que el último segmento del exopodito de P1 tiene dos elementos apicales y dos externos, como el resto de las especies del género.

Ilyophilus canui tiene tres elementos internos en el exp-3 de P4, en vez de los dos elementos presentes en la especie nueva; *I. perplexus* no tiene ningún elemento interno en el exp-2 de P1, tiene solo un elemento apical en enp-2 de P1, dos elementos internos en el exp-3 de P2, dos elementos externos en el exp-3 de P3, dos elementos externos en el exp-3 de P4 y solo un elemento apical en el endópodo de P4, mientras que la nueva especie tiene un elemento interno en el exp-2 de P1, un elemento interno y uno externo además del apical en el enp-2 de P1, tres elementos externos en el exp-3 de P2, tres elementos externos en el exp-3 de P3, tres elementos externos en el exp-3 de P4 y dos elementos apicales en el endópodo de P4. *I. procerus* tiene un elemento interno en el exp-3 de P3 y P4, mientras que la nueva especie tiene dos elementos internos en el exp-3 de P3 y P4. *I. scaldicola* tiene un elemento interno en el exp-3 de P4, mientras que la nueva especie tiene dos. *I. unisegmentatus* no tiene ningún elemento interno en el exp-2 de P1, el endópodo de P1 tiene un solo segmento con una seta apical, dos elementos externos en el exp-3 de P2, ningún elemento interno en el enp-2, dos elementos externos en el exp-3 de P3, ningún elemento interno en el exp-2 de P4 y dos elementos externos en el exp-3 de P4, mientras que la nueva especie tiene un elemento interno en el exp-2 de P1, el endópodo de P1 tiene dos segmentos y el segmento distal tiene un elemento externo y uno interno además del apical, tres elementos externos en el exp-3 de P2, un elemento interno en el enp-2 de P2, tres elementos externos en el exp-3 de P3, un elemento interno en el exp-2 de P4 y tres elementos externos en el exp-3 de P4.

Si bien la fórmula setal de *Ilyophilus flexibilis* Lilljeborg, 1902, *I. didelphis* (Fiers & Kotwicki, 2013), *I. hirsutus* (Fiers & Kotwicki, 2013) e *I. ganghwaensis* (Vakati, Kihara & Lee, 2013) es igual a la de la nueva especie, los ejemplares de Bahía Blanca se diferencian de estas especies por lo siguiente: a) márgenes pleurales de los urosomitos con agrupaciones densas de cerdas duras en *I. hirsutus*, ausentes en la nueva especie; b) seta pequeña distal del endópodo de P4 desnuda en la nueva especie, pero pinada en *I. didelphis*; c) la seta más interna del exópodo de P5 diferenciada en la base en la nueva especie, pero confluyente con el exópodo en *I. ganghwaensis* e *I. didelphis*; d) seta caudal IV desnuda en la nueva especie pero pinada en *I. ganghwaensis*, *I. didelphis* e *I. hirsutus*; e) seta caudal IV 1,36 veces más larga que la seta VI en la nueva especie, pero notablemente más larga, 2,7 veces más larga en *I. ganghwaensis*, 3,11 veces más larga en *I. hirsutus* y 3,54 veces más larga en *I. didelphis*; f) seta caudal III bien desarrollada en la nueva especie pero ausente o enana (hembra) en *I. flexibilis*.

5

**Descripción de *Quinquelaophonte aestuarii* (Laophontidae)
del estuario de Bahía Blanca ³**

Esta especie representó casi el 3 % de los ejemplares recolectados (Figura 1.1) y estuvo presente en bajas densidades a lo largo de casi todo el año (Figura 6.1).

Los copépodos de la familia Laophontidae Scott T., 1904 son frecuentes en el meiobentos marino, en todo tipo de sedimentos y en un rango relativamente estrecho de profundidad, desde el intermareal hasta 120 m (Boxshall & Halsey 2004). Los ejemplares de esta familia poseen una primera pata característica, con un gran endópodo prénsil y un pequeño exópodo; el endópodo, típicamente bisegmentado, termina en una garra anterior no geniculada y una seta adicional (Boxshall & Halsey 2004; Lang 1948).

Actualmente esta familia, esencialmente marina, incluye 73 géneros con 342 especies válidas. Uno de esos géneros es *Quinquelaophonte* Wells, Hick & Coull, 1982, que originalmente incluyó las especies del grupo de *Heterolaophonte quinquespinosa* (Sewell, 1924) (Wells *et al.* 1982). El grupo *quinquespinosa* fue propuesto por Lang (1948) y caracterizado por tener una anténula con menos de siete segmentos en la hembra, ramas caudales con una única seta terminal bien desarrollada, y una considerable modificación de los exópodos de P2-P4 en el macho. Inicialmente incluía tres especies: *Heterolaophonte quinquespinosa* (Sewell, 1924), *H. sigmoides* (Willey, 1930) y *H. brevicornis* (Scott T., 1894). Más tarde, Hamond (1973) y Wells & Mckenzie (1973) propusieron a *H. sigmoides* como un sinónimo subjetivo *junior* de *H. quinquespinosa*. Coull (1976) señaló que *H. noncapillata* Lang, 1948 era un sinónimo objetivo *junior* de *H. capillata* (Wilson, 1932) y transfirió esta especie del grupo *discophora* al grupo *quinquespinosa*. Antes de que el grupo *quinquespinosa* fuera elevado a nivel de género, se describieron otras tres especies nuevas: *H. longifurcata* Lang, 1965, *H. parasigmoides* Božić, 1969 y *H. wellsii* Hamond, 1973.

Cuando Wells *et al.* (1982) postularon el género *Quinquelaophonte* ampliaron la diagnosis, agregando las siguientes características: basiendópodo de P5 en la hembra

³ Este capítulo dio lugar al trabajo publicado por Sciberras *et al.* (2014), durante la elaboración de esta tesis.

ancho y largo hasta el final del exópodo; P5 de la hembra con un exópodo angular, no redondeado; endópodo de P2 del macho no modificado; y P5 del macho reducida a cuatro o cinco setas en una pequeña protuberancia del borde del segmento. Describieron la nueva especie *Q. candelabrum* Wells, Hicks & Coull, 1982 y cuestionaron el estatus y la posición de *Laophonte brevicornis* Scott T., 1894, descrito para el Golfo de Guinea, sugiriendo que debía ser considerada como *species incertae sedis*, basados en la ausencia de machos para confirmar el dimorfismo sexual diagnóstico del género, y en la presencia de una seta interna en el primer segmento del exópodo de P4, una condición desconocida dentro de Laophontidae. Lang (1948) y Candeias (1959) pusieron en duda las observaciones de Scott T., pero Wells *et al.* (1982) se negaron a aceptar que esto fuera un error debido a que la presencia de esta seta enigmática fue ilustrada (lámina 10, Figura 35) y discutida (pág. 98) en el trabajo de Scott T. (1894), y porque la estructura de las ramas caudales, la anténula de la hembra y la forma general de P5 de la hembra justifican incluir tentativamente esta especie en el género *Quinquelaophonte*, aunque como una *species incertae sedis* cercana o quizás dentro del género en cuestión.

Mielke (1997) describió la subespecie *Quinquelaophonte quinquespinos* *bunakenensis*, que Lee (2003) elevó al nivel de especie por las importantes diferencias descritas por Mielke respecto del material tipo de Sewell, tales como: largo proporcional del segmento distal del endópodo de P4 del macho, tamaño de los exópodos de P1 y P5 de la hembra, y ausencia de elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P3 de la hembra.

Actualmente *Quinquelaophonte* incluye diez especies válidas: *Q. quinquespinos* (Sewell, 1924), de África, India, Estados Unidos, Europa y Brasil; *Q. bunakenensis* Mielke, 1997 y *Q. koreana* Lee, 2003, del sudeste de Asia; *Q. wellsi* (Hamond, 1973) y *Q. prolixasetae* Walker-Smith, 2004, de Australia; *Q. candelabrum* Wells, Hicks & Coull, 1982, de Nueva Zelanda; *Q. capillata* (Wilson, 1932) y *Q. longifurcata* (Lang, 1965), de Estados Unidos; *Q. parasigmoides* (Božić, 1969), de Europa; y *Q. varians* Bjornberg, 2010, de Brasil.

Durante este trabajo de tesis se determinó que la especie de *Quinquelaophonte* presente en el estuario de Bahía Blanca era nueva para la ciencia y fue descrita con el nombre de *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014.

Morfología sinóptica de la familia Laophontidae

(texto basado en el trabajo de Boxshall & Halsey 2004):

Cuerpo típicamente delgado, cilíndrico o vermiforme, sin una diferencia clara entre el prosoma y el urosoma; a veces ligeramente aplastado dorsoventralmente. Prosoma con cuatro segmentos; comprende el cefalotórax, que lleva incorporado el primer somito pedígero, y tres somitos pedígeros libres. Urosoma con cinco segmentos en la hembra; comprende el quinto somito pedígero, el somito genital doble y tres somitos abdominales libres. Opérculo anal variable, a menudo ornamentado. Somito genital doble típicamente subdividido por suturas laterales, costillas quitinosas o incisiones. Urosoma con seis segmentos en el macho; comprende el quinto somito pedígero, el somito genital y cuatro somitos abdominales libres. Ramas caudales variables, con seis o siete setas, a menudo muy ornamentadas o de forma irregular con procesos espinosos.

Rostro variable en forma, típicamente fusionado al escudo cefálico, pero a veces definido en la base. Ojos naupliares presentes. Anténula corta, con cuatro a siete segmentos en la hembra (usualmente seis); filamentos sensitivos usualmente en el cuarto segmento y en el segmento apical; setas y espinas de la anténula típicamente desnudas. Alobase de la antena habitualmente con una seta abexopodal, raramente sin seta; endópodo unisegmentado; exópodo unisegmentado, típicamente con cuatro setas, raramente con menos. Mandíbula con gnatobase bien desarrollada; palpo típicamente reducido, unisegmentado, con exópodo y endópodo incorporados. Maxílula con un artrito precoxal bien desarrollado; exópodo y endópodo representados por una a tres setas en la superficie externa del palpo, o con un exópodo unisegmentado con un máximo de dos setas. Alobase de la maxila con el primer segmento del endópodo incorporado, que termina en una garra y lleva una a cuatro setas adicionales. Maxilipedio prénsil.

Primer par de patas birrameo, con un endópodo largo y prénsil, y exópodo pequeño; base con un gran pedestal que lleva el endópodo; endópodo típicamente bisegmentado, con un primer segmento largo (usualmente más largo que el exópodo); exópodo con uno, dos o tres segmentos. Endópodo típicamente con una gran garra no geniculada más una seta adicional; primer segmento del endópodo usualmente sin armadura. Segmentos del exópodo típicamente con espinas terminales más dos elementos terminales geniculados, sin setas internas. Patas 2-4 típicamente con tres segmentos en los exópodos; endópodos típicamente bisegmentados por fusión del

segundo y tercer segmentos, aunque puede ser unisegmentado, estar representado solo por una seta o ausente.

P5 con el lóbulo externo del basiendópodo bien desarrollado, que lleva la seta basal; exópodo usualmente separado, raramente fusionado. Hembra con tres a seis setas en el lóbulo endopodal y exópodo con tres a seis setas. Macho a veces con un lóbulo endopodal bien desarrollado con tres setas como máximo; a menudo el lóbulo está reducido, representado por una seta aislada o setas en la superficie del basiendópodo; a veces ausente. Exópodo con dos a cinco setas. Sexto par de patas representado por placas operculares que cierran los gonoporos, usualmente con dos setas.

Huevos retenidos en un solo saco ventral.

Dimorfismo sexual en anténulas, segmentación genital, P5 y P6. A veces también en P4, P3 y P2.

Resultados

Familia **Laophontidae** Scott T., 1904

Género *Quinquelaophonte* Wells, Hick & Coull, 1982

Especie tipo: *Quinquelaophonte quinquespina* (Sewell, 1924)

Quinquelaophonte aestuarii Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014

La serie tipo está depositada en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Buenos Aires, Argentina.

Material examinado. *Holotipo*: hembra adulta disecada y montada en glicerol, en ocho portaobjetos (MACN-In 39586), fecha de recolección: 21 de febrero, 2013. *Paratipos*: dos hembras disecadas y montadas en glicerol, en cinco y seis portaobjetos respectivamente (MACN-In 39587), fecha de recolección: 17 de octubre, 2011; un macho adulto (alotipo) disecado y montado en glicerol, en siete portaobjetos (MACN-In 39588), fecha de recolección: 21 de febrero, 2013; dos machos adultos disecados y montados en glicerol, cada uno en siete portaobjetos (MACN-In 39589), fecha de recolección: 21 de febrero, 2013. *Otro material revisado* (no incluido en la serie tipo): diez machos y diez hembras de la misma localidad, en la colección del Laboratorio de Zoología de Invertebrados I.

Localidad tipo: Argentina, provincia de Buenos Aires; franja media de la playa mesolitoral de Arroyo Pareja (38°53'S, 62°07'W); sedimento limo-arcilloso con *Spartina alterniflora*.

Descripción de la hembra (holotipo). Largo del cuerpo 609 µm. Cuerpo cilíndrico y alargado, con espínulas dispersas en la superficie dorsal (Figuras 5.1a-b). El color de los especímenes preservados es amarillo pálido. Con un saco de huevos ventral (Figura 5.1b). Rostro redondeado con dos sétulas sensoriales (Figura 5.3a).

Urosoma: somito genital doble dorsalmente subdividido. Campo genital con receptáculos y ductos seminales (Figura 5.2a). Los urosomitos llevan una hilera ventroposterior de espínulas, al igual que el somito genital. Opérculo anal con dos diminutas setas a cada lado (Figura 5.2b). Ramas furcales (Figuras 5.2b-d) cuatro veces más largas que anchas, con hileras terminales de espínulas en la superficie ventral. Setas furcales (Figuras 5.2b-d): dos setas externas laterales cortas (I, II); seta III ausente; una seta externa terminal larga (IV), una seta larga y gruesa de 208 µm (V); una seta interna terminal corta (VI); y una seta dorsal corta (VII).

Anténula (Figura 5.3a): con seis segmentos. Filamento sensitivo fusionado basalmente a una seta en el cuarto segmento y en el segmento distal. Fórmula setal: 1-[1], 2-[8], 3-[6], 4-[1+(1+ae)], 5-[1], 6-[7+(1+ae)].

Antena (Figura 5.3b): alobase con espínulas localizadas medialmente sobre el margen interno. Exópodo reducido a un único segmento con tres setas cortas. Endópodo con espínulas localizadas medialmente sobre el margen interno, tres espínulas subdistales, tres espinas laterales y cuatro setas terminales, tres de ellas geniculadas.

Mandíbula (Figura 5.3c): gnatobase con dos dientes bicuspidados y dos setas sobre el margen distal. Palpo pequeño, con endópodo y exópodo fusionado a la base, representado por un pequeño pedestal con dos setas cada uno. Armadura basal representada por tres setas.

Maxílula (Figura 5.3d): artrito con dos espinas terminales gruesas. Coxa con dos setas. Base con tres setas. Endópodo formando un pequeño pedestal con dos setas. Exópodo unisegmentado con dos setas.

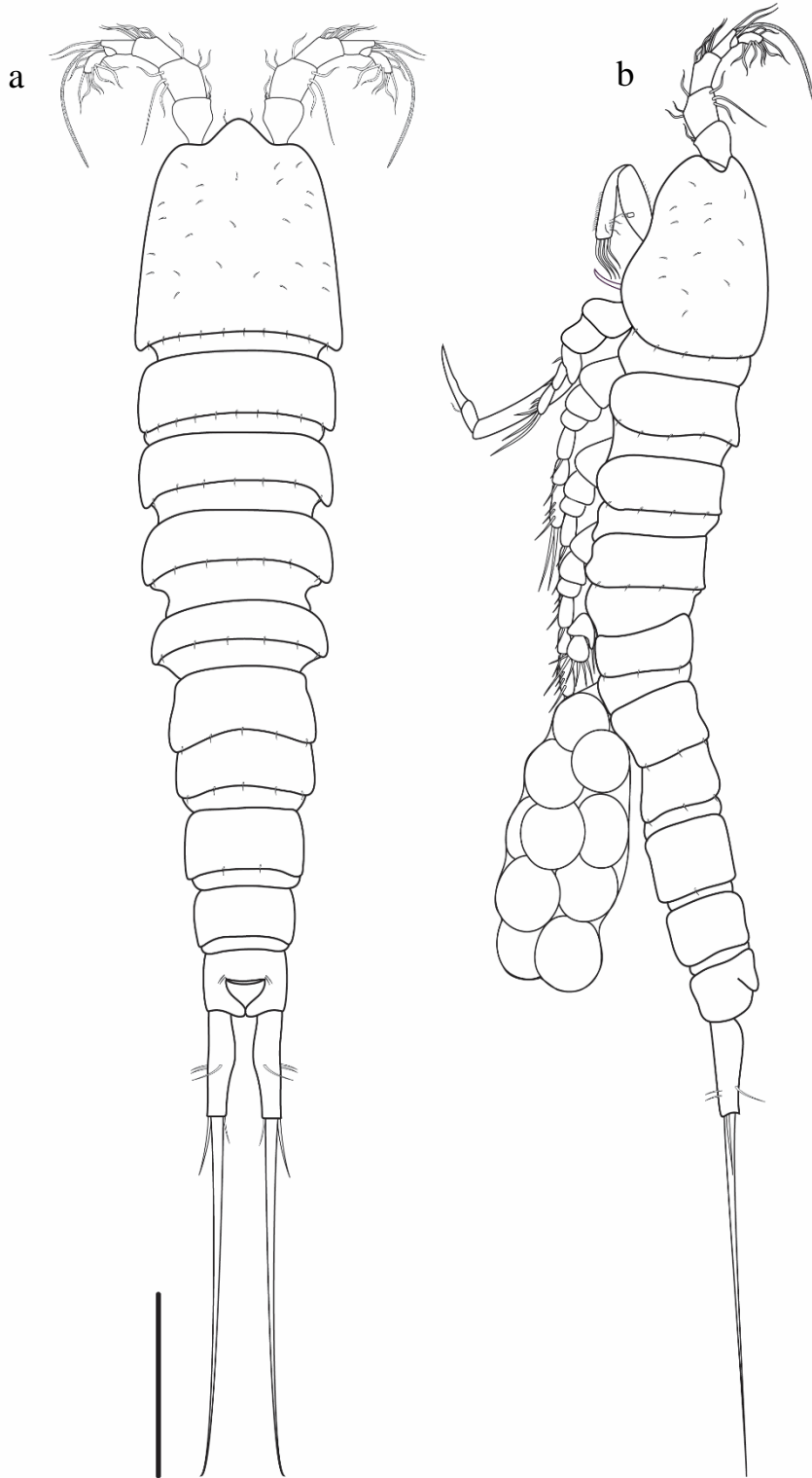


Figura 5.1. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, holotipo hembra: a, hábito, dorsal; b, hábito, lateral. Escala: 100 μ m.

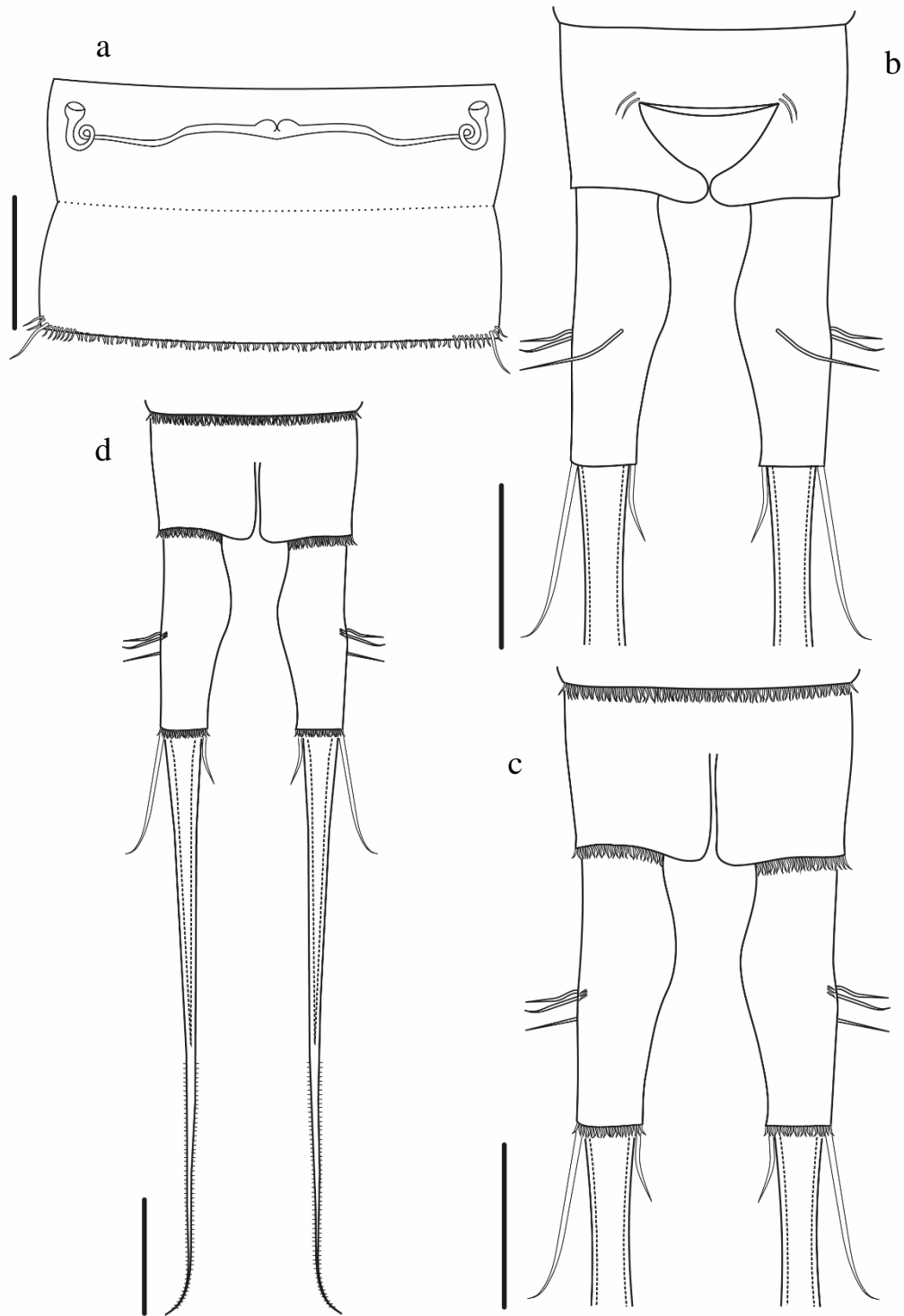


Figura 5.2. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, holotipo hembra: a, segmento genital, ventral; b, ramas furcales con opérculo anal y setas furcales, dorsal; c, ramas furcales, ventral; d, somito anal y ramas furcales. Escalas: 50 μm .

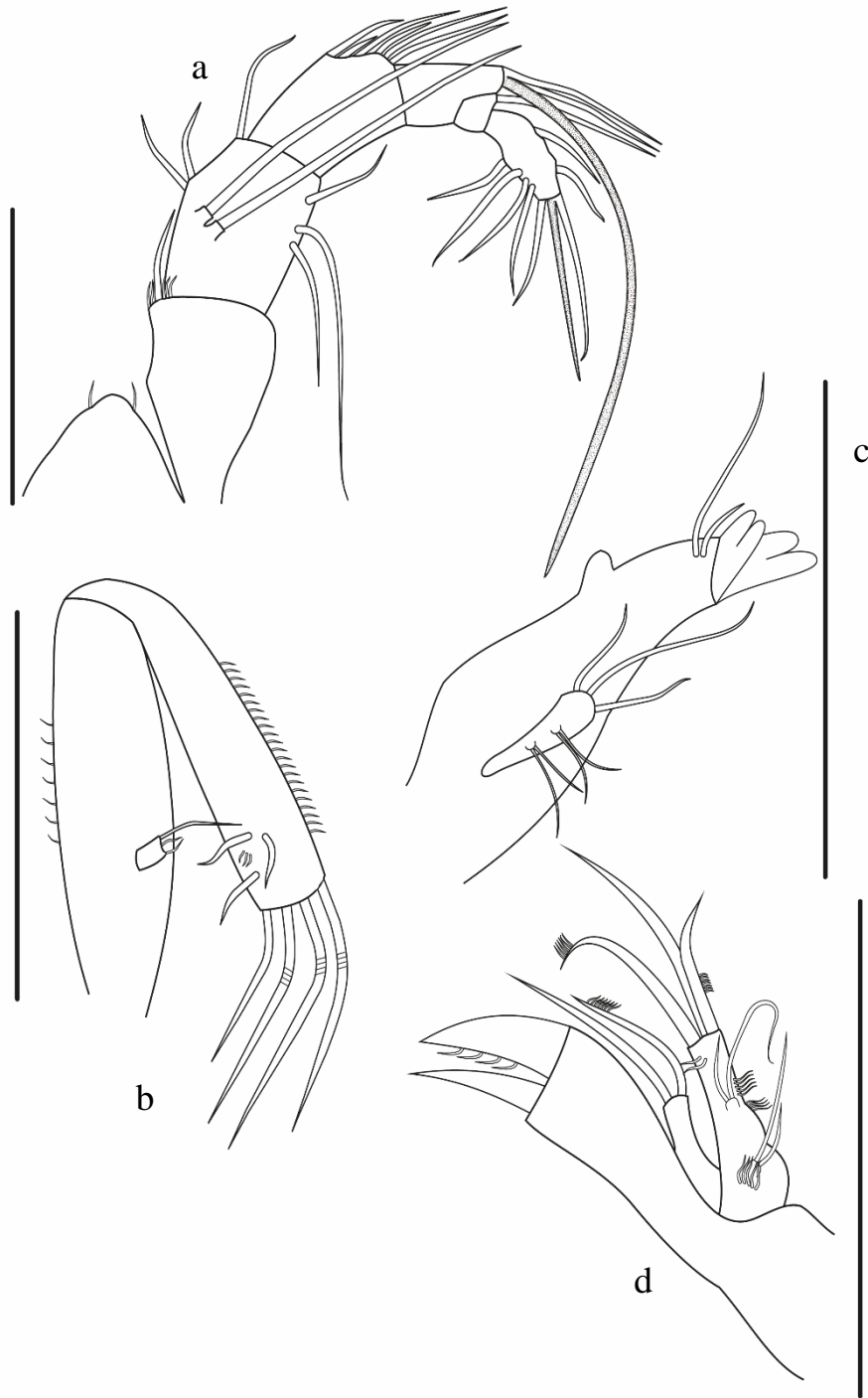


Figura 5.3. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, holotipo hembra: a, anténula y rostro, ventral; b, antena, anterior; c, mandíbula, anterior; d, maxílula, anterior. Escalas: 50 μm .

Maxila (Figura 5.4a): sincoxa con hileras de espínulas y un endito que lleva tres setas distales y un elemento lateral; alobase que lleva una garra gruesa con hileras de espínulas y cuatro setas, dos de cada lado.

Maxilipedio (Figura 5.4b): prénsil; base con dos setas e hileras de espínulas. Primer segmento del endópodo alargado, sin espínulas superficiales. Garra terminal tan larga como el segmento endopodal.

P1 (Figura 5.4c): base con hileras de espínulas y una espina bipinada externa. Exópodo bisegmentado, ambos segmentos con hileras externas de espínulas; primer segmento más corto que el segundo, con hileras oblicuas de espínulas y una espina externa; segundo segmento con dos espinas externas, una espina distal externa y dos setas apicales geniculadas. Endópodo bisegmentado, prénsil; primer segmento más largo que el exópodo, con espínulas internas; segundo segmento con una seta corta, una espínula y una garra.

P2-P4 (Figuras 5.5a-b, 5.6a): base con hilera de espínulas; con una espina lisa en P2 y una seta lisa en P3 y P4.

P2 (Figura 5.5a): exópodo trisegmentado; todos los segmentos con hileras externas de espínulas; primer segmento con hileras oblicuas de espínulas y una espina bipinada externa; segundo segmento con una espina bipinada externa y una seta plumosa interna; tercer segmento con tres espinas bipinadas externas, dos setas plumosas apicales largas y una seta plumosa interna. Endópodo bisegmentado; ambos segmentos con sétulas internas largas; segundo segmento con sétulas externas pequeñas, dos setas plumosas apicales largas y una seta plumosa interna larga.

P3 (Figura 5.5b): exópodo trisegmentado; todos los segmentos con hileras externas de espínulas; primer segmento con hileras oblicuas de espínulas y una espina bipinada externa; segundo segmento con una espina bipinada externa y una seta interna; tercer segmento con tres espinas bipinadas externas, dos setas apicales largas y una seta plumosa interna. Endópodo bisegmentado; ambos segmentos con sétulas internas largas; primer segmento sin armadura; segundo segmento con una espina bipinada externa, dos setas plumosas apicales largas y dos setas internas plumosas.

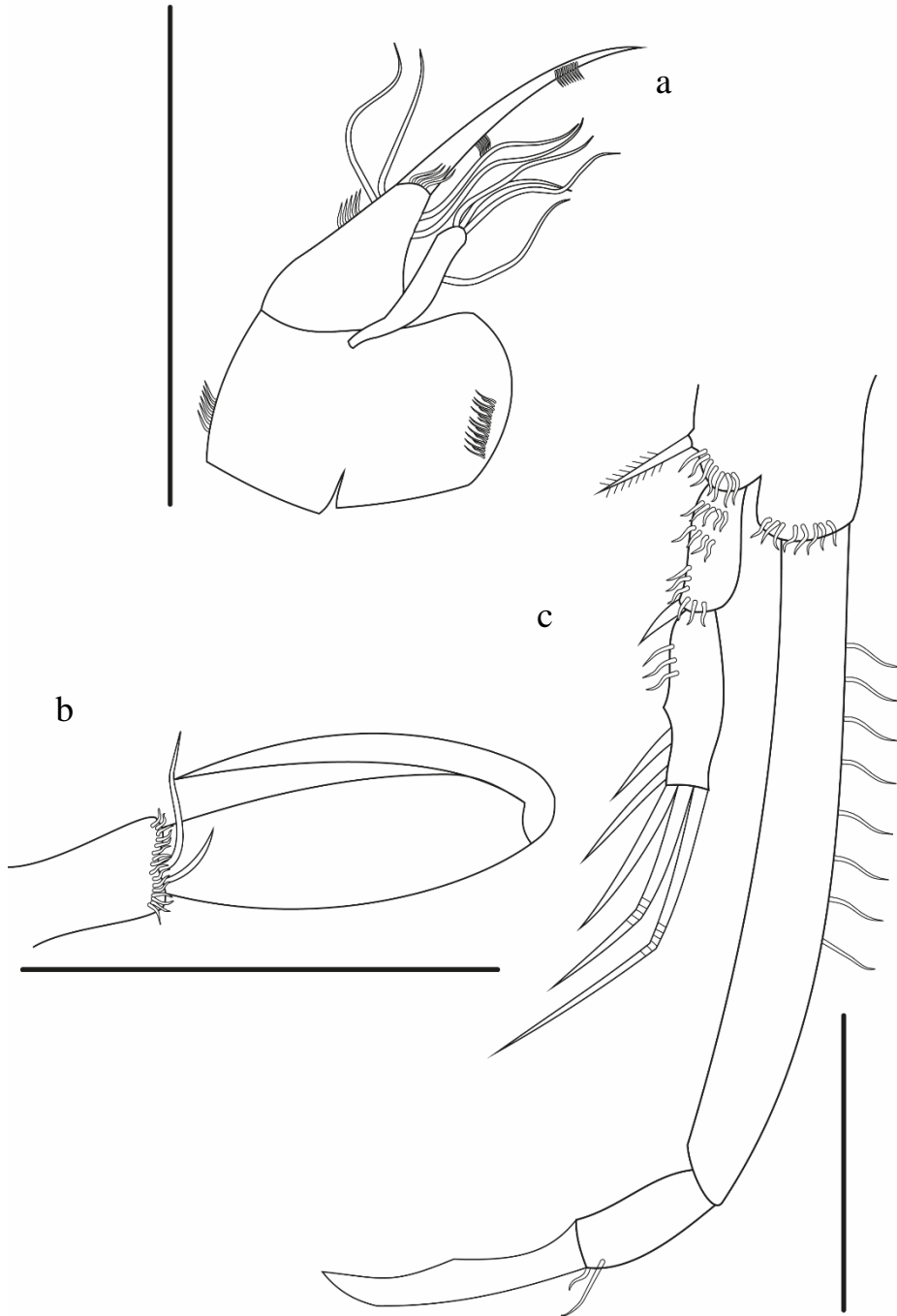


Figura 5.4. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, holotipo hembra: a, maxila, anterior; b, maxilipedio, anterior; c, P1, anterior. Escalas: 50 μm .

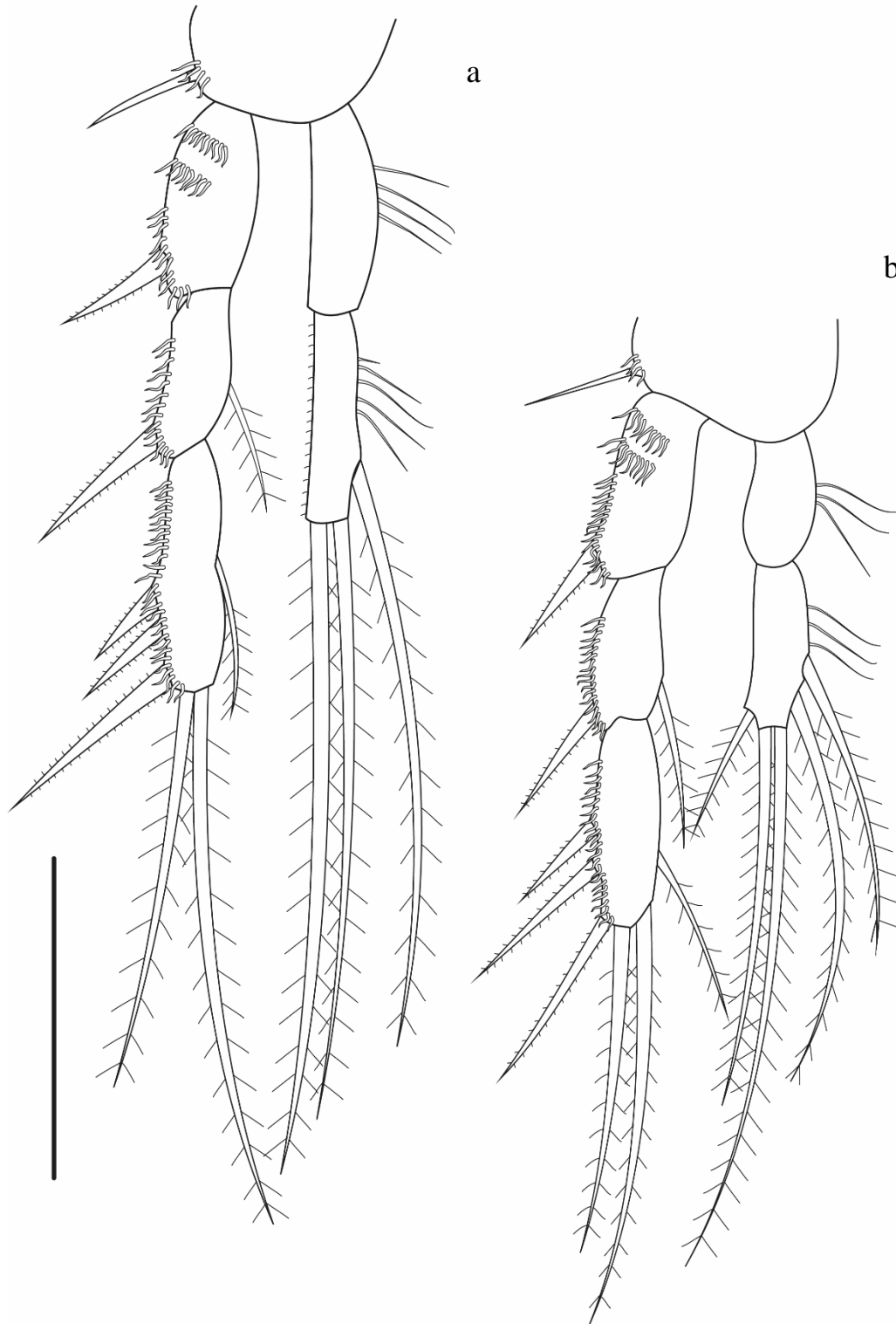


Figura 5.5. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, holotipo hembra: a, P2, anterior; b, P3, anterior. Escala: 50 μm .

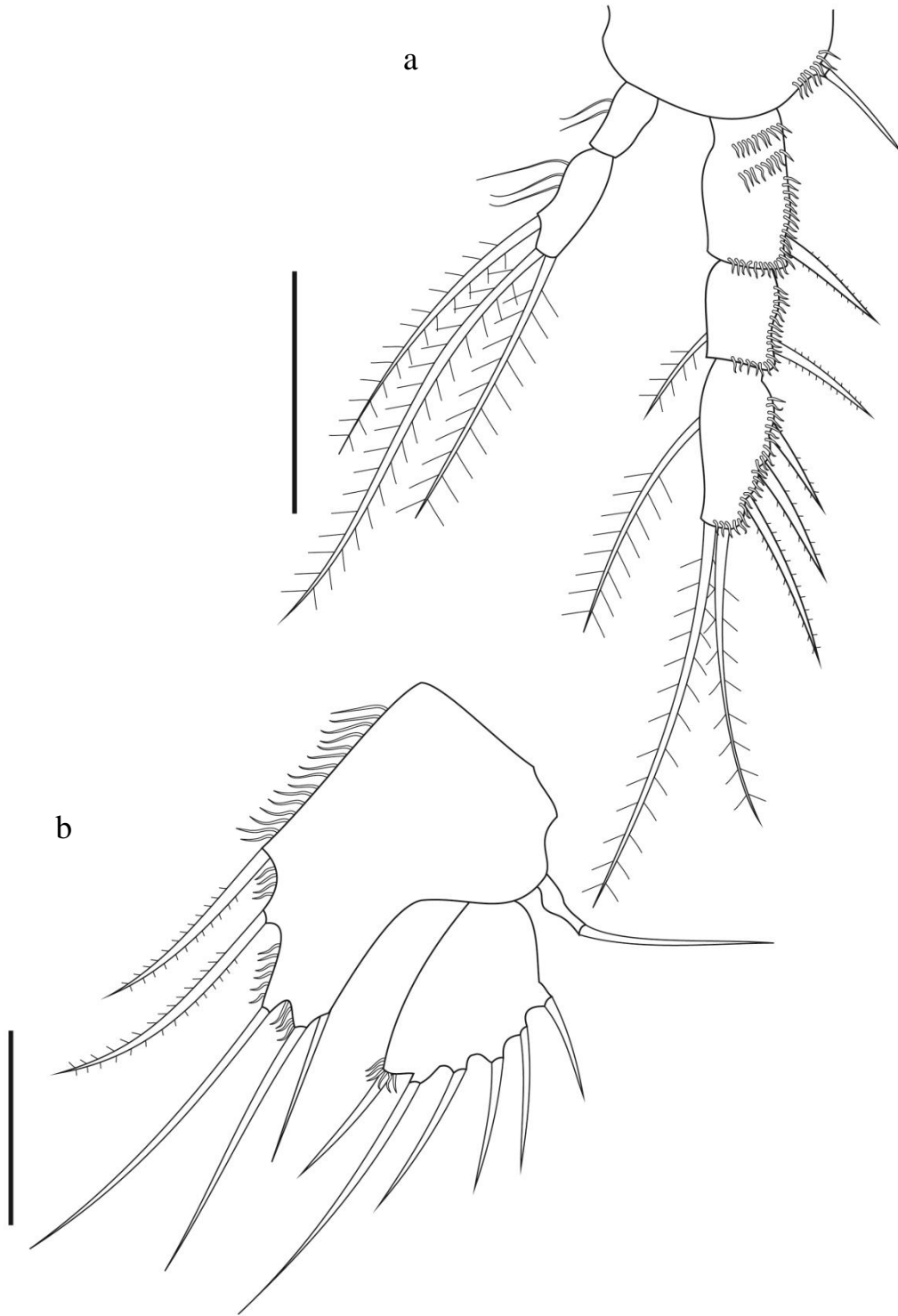


Figure 5.6. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, holotipo hembra: a, P4, anterior; b, P5, anterior. Escalas: 50 μ m.

P4 (Figura 5.6a): exópodo trisegmentado; todos los segmentos con hileras externas de espínulas; primer segmento con hileras oblicuas de espínulas y una espina bipinada externa; segundo segmento con una espina bipinada externa y una seta plumosa interna; tercer segmento con tres espinas bipinadas externas, dos setas plumosas apicales largas y una seta plumosa interna. Endópodo bisegmentado; ambos segmentos con largas sétulas internas; segundo segmento con dos setas plumosas apicales largas y una seta plumosa interna larga.

Fórmula setal como se muestra a continuación:

| | Exópodo | Endópodo |
|----|---------|----------|
| P2 | 0.1.123 | 0.120 |
| P3 | 0.1.123 | 0.221 |
| P4 | 0.1.123 | 0.120 |

P5 (Figura 5.6b): basiendópodo con hileras de sétulas; lóbulo basiendopodal con cinco setas, más una seta basal externa. Exópodo con seis setas y numerosas sétulas internas.

Descripción del macho (alotipo). Largo desde cuerpo: 679 μm . Cuerpo cilíndrico y alargado (Figuras 5.7a-b), con espínulas dispersas sobre la superficie dorsal. Rostro redondeado (Figura 5.8a).

Urosoma: los últimos tres segmentos con hileras de espínulas posteroventrales. Opérculo anal, ramas furcales y setas furcales como en la hembra.

Anténula (Figura 5.8a): con nueve segmentos, subquelada, con geniculación entre el sexto y el séptimo segmento. Primer segmento con hileras de espínulas distales; espinas del séptimo segmento, gruesas. Fórmula setal: 1-[1], 2-[5], 3-[2], 4-[4], 5-[1], 6-[4+1 pinada+2 modificadas+(1+ae)], 7-[3], 8-[0], 9-[4].

Antena, mandíbula, maxílula, maxila y maxilipedio como en la hembra.

P1 (Figura 5.8b): base con hileras de espínulas, una espina bipinada externa y una espina lisa interna. Exópodo y endópodo como en la hembra.

P2-P4 (Figuras 5.8c, 5.9a-b): bases con hileras de espínulas; con una espina plumosa en P2 y una seta lisa en P3 y P4. Fórmula setal como en la hembra.

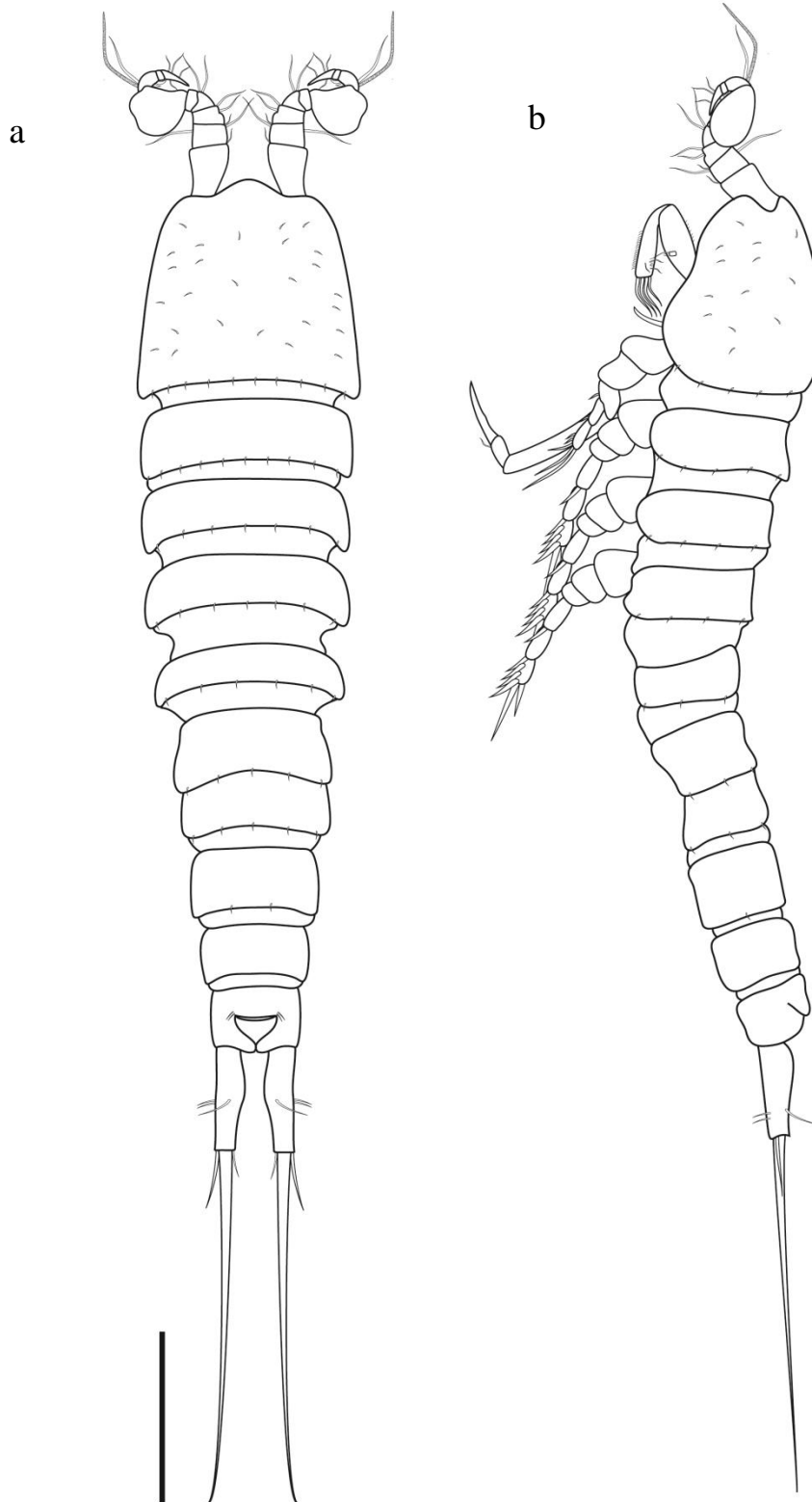


Figura 5.7. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, alotipo macho: a, hábito, dorsal; b, hábito, lateral. Escala: 100 μ m.

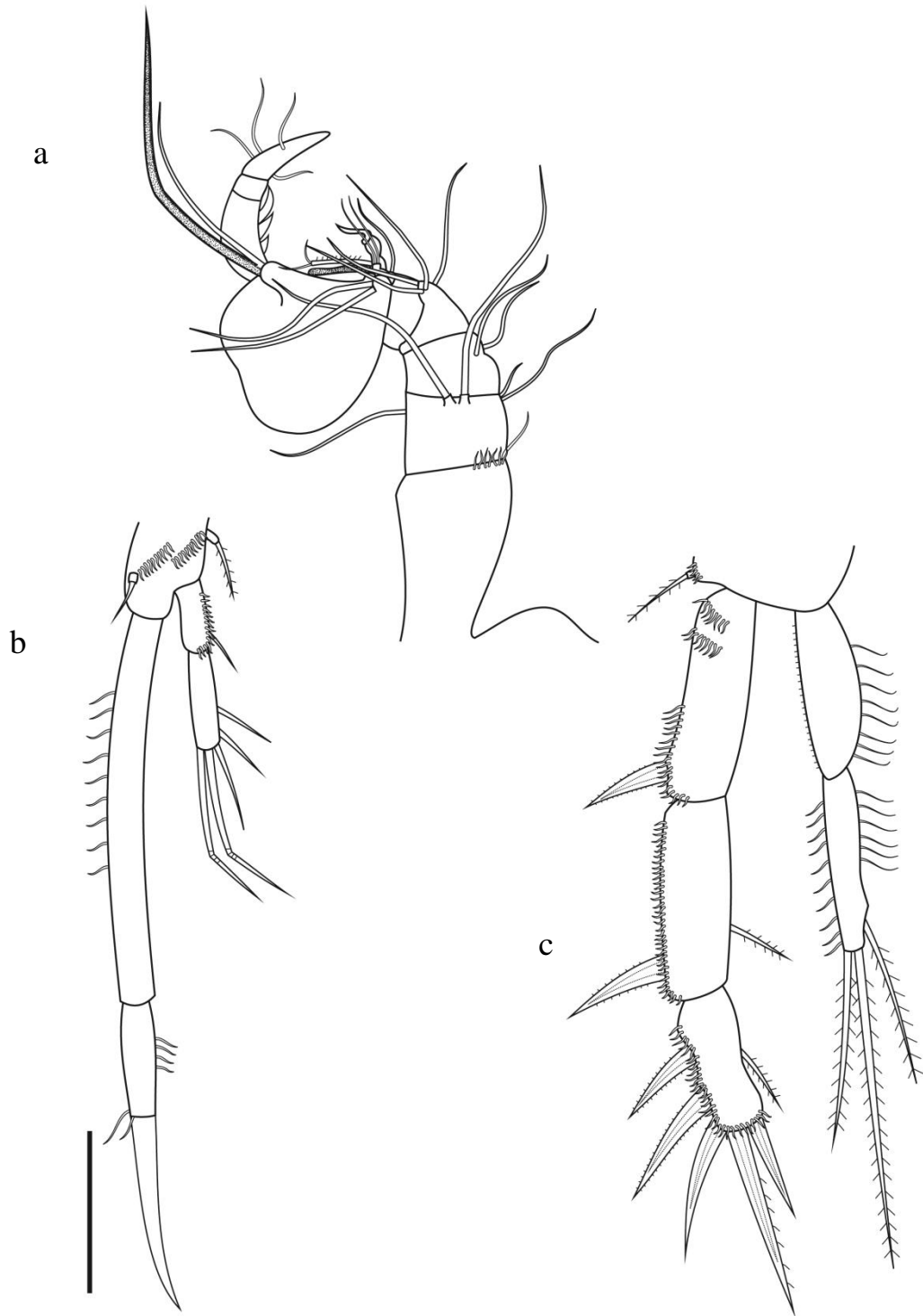


Figura 5.8. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, alotipo macho: a, anténula y rostro, ventral; b, P1, anterior; c, P2, anterior. Escala: 50 μm .

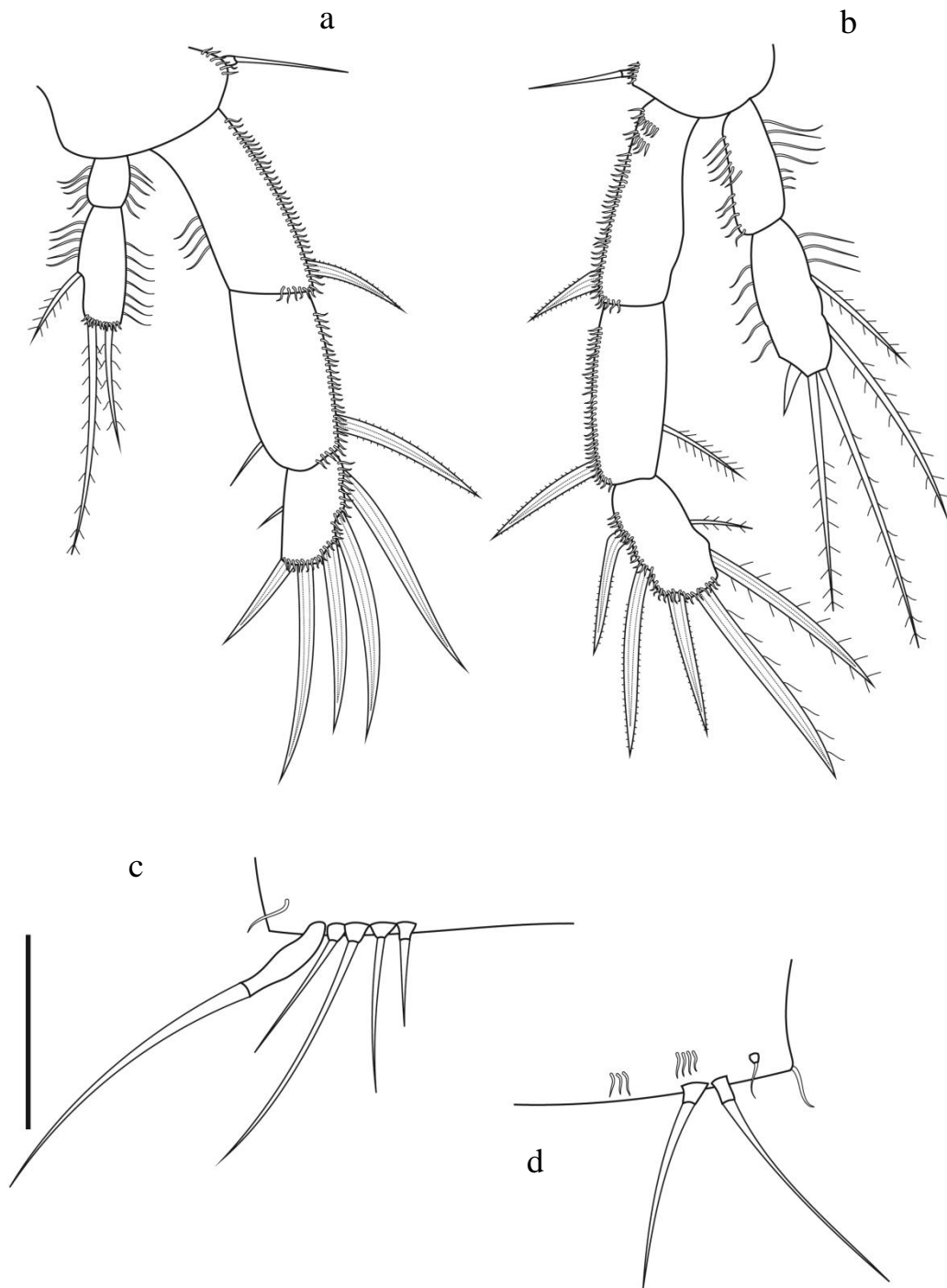


Figura 5.9. *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014, alotipo macho: a, P3, anterior; b, P4, anterior; c, P5, anterior; d, P6, anterior. Escala: 50 μ m.

P2 (Figura 5.8c): exópodo fuertemente quitinizado y más largo que en la hembra; los primeros dos segmentos relativamente más largos; espinas externas y apicales más gruesas. Segundo segmento del endópodo con las setas internas y apicales más cortas.

P3 (Figura 5.9a): exópodo fuertemente quitinizado y más largo que en la hembra; primeros dos segmentos relativamente más largos; espinas externas y apicales más gruesas; seta interna del tercer segmento más corta; seta externa del segundo segmento del endópodo reducida y modificada a una espina.

P4 (Figura 5.9b): exópodo fuertemente quitinizado y más largo que en la hembra; primeros dos segmentos relativamente más largos; espinas externas y apicales más gruesas; setas internas del segundo y tercer segmentos más cortas; setas internas y apicales del endópodo más cortas.

P5 (Figura 5.9c): reducida a cuatro setas más la seta externa de la base.

P6 (Figura 5.9d): representada por dos setas del mismo largo.

Los machos son significativamente más largos que las hembras ($t = -2.36$, $p = 0.0135$).

Variabilidad: El largo del cuerpo varió entre 569 y 741 μm ($n = 12$; media = 638,91 μm ; desviación estándar = 49,43); y el largo de la seta terminal (V) varió entre 160 y 264 μm ($n = 13$; media = 212,58 μm ; desviación estándar = 24,17) para las hembras, mientras que para los machos, el largo del cuerpo varió entre 574 y 771 μm ($n = 12$; media = 684,41 μm ; desviación estándar = 56,72), y la longitud de la seta terminal (V) varió entre 204 y 276 μm ($n = 12$; media = 231,16 μm ; desviación estándar = 22,16).

Etimología: El nombre específico *aestuarii* (genitivo singular del sustantivo latino *aestuarium*) significa “del estuario”.

Discusión

Los únicos registros previos de especies del género *Quinquelaophonte* Wells, Hick & Coull, 1982 en América del Sur fueron *Q. quinquespinosa* (Sewell, 1924) (como *Heterolaophonte sigmoides* Willey 1930) y *Q. varians* Bjornberg, 2010, ambas de Brasil. Los ejemplares recolectados en el estuario de Bahía Blanca fueron asignados a este género porque comparten todos los caracteres diagnósticos del género enumerados por Wells *et al.* (1982): a) anténula de la hembra con menos de siete segmentos; b) ramas caudales con una sola seta terminal bien desarrollada; c) considerable

modificación de los exópodos de P2 a P4 en el macho; d) basiendópodo de P5 de la hembra ancho, que llega hasta el final del exópodo; e) P5 de la hembra con un exópodo angular, no redondeado; f) endópodo de P2 del macho no modificado; g) P5 del macho reducida a cuatro o cinco setas en una pequeña protuberancia del borde del segmento.

La hembra de *Quinquelaophonte aestuarii* comparte la fórmula setal de las patas natatorias (P2, P3 y P4) solo con *Q. varians*. Las diferencias con las hembras de las otras especies de *Quinquelaophonte* se resumen en la Tabla 5.1.

Quinquelaophonte aestuarii difiere:

- de *Q. brevicornis* en que no tiene ningún elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P4 (en contraposición a un elemento externo en *Q. brevicornis*);
- de *Q. bunakenensis* en que tiene un elemento interno en el tercer segmento del exópodo de P3 y un elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P3 (dos elementos internos en el tercer segmento del exópodo de P3 y ningún elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P3 en *Q. bunakenensis*);
- de *Q. candelabrum* en que tiene un elemento externo en el tercer segmento del exópodo de P3 (dos elementos externos en *Q. candelabrum*);
- de *Q. capillata* en que tiene dos elementos apicales y ningún elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P4 (un elemento apical y uno externo en *Q. capillata*);
- de *Q. koreana* en que tiene un elemento interno en el tercer segmento del exópodo de P3 y ningún elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P4 (en contraposición a dos elementos internos en el tercer segmento del exópodo de P3 y un elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P4 en *Q. koreana*);
- de *Q. longifurcata* en que tiene un elemento interno en el tercer segmento del exópodo de P4 y ningún elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P4 (ningún elemento interno en el tercer segmento del exópodo de P4 y un elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P4 en *Q. longifurcata*);
- de *Q. parasigmoides* en que tiene dos elementos internos en el segundo segmento del endópodo de P3 (en contraposición a tres elementos internos en *Q. parasigmoides*);
- de *Q. prolixasetae* en que tiene un elemento interno en el tercer segmento del exópodo de P4 (en contraposición a ningún elemento interno en *Q. prolixasetae*);
- de *Q. quinquespina* en que tiene un elemento interno en el tercer segmento del exópodo de P3 y ningún elemento externo en el segundo segmento del endópodo de

- P4 (dos elementos internos en el tercer segmento del exópodo de P3 y un elemento externo en el segundo segmento del endópodo de P4 en *Q. quinquespinoso*); y
- de *Q. wellsi* en que tiene un elemento interno en el tercer segmento del exópodo de P3 (en contraposición a dos elementos internos en *Q. wellsi*).

La hembra de *Quinquelaophonte aestuarii* difiere de la hembra de *Q. varians* en la fórmula setal de A1: 1[1], 2[8], 3[6], 4[1+(1+ae)], 5[1], 6[7+(1+ae)] en *Q. aestuarii* sp. nov. (en contraposición a 1[1], 2[8], 3[6], 4[2+ae], 5[1], 6[9-10+ae] en *Q. varians*); en que tiene tres setas geniculadas en el endópodo de A2 (en contraposición a dos setas geniculadas en *Q. varians*); en que tiene dos dientes bicuspidados y dos setas en el margen superior de la gnátobase de la mandíbula (en contraposición a tres dientes digitiformes, tres dientes distales cilíndricos crenulados y una pequeña seta lateral en *Q. varians*); en que tiene dos espinas gruesas en el artrito de la maxílula y tres setas apicales en la base de la maxílula (en contraposición a cinco espinas en el artrito de la maxílula y cuatro setas apicales en la base de la maxílula en *Q. varians*); en que tiene un endito en la sincoxa de la maxila (en contraposición a tres enditos en *Q. varians*); en que tiene dos setas en la base del maxilipedio (en contraposición a una seta en *Q. varians*); en que tiene una seta interna en el segundo segmento del exópodo de P2 (en contraposición a ninguna seta interna en el segundo segmento del exópodo de P2 en *Q. varians*); en que tiene dos setas espinulosas en el basiendópodo de P5 (en contraposición a ninguna seta espinulosa en *Q. varians*).

Quinquelaophonte aestuarii Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014 del estuario de Bahía Blanca es el primer registro de este género en la Argentina y representa su ubicación más austral en el mundo.

Tabla 5.1: Comparación de las especies conocidas de *Quinquelaophonte* Wells, Hicks & Coull, 1982.

| | | A1 ♀ | A2 Exp | P1 | | P2 | | P3 | | P4 | | P5 |
|---|--------|--------------|-----------|---------------------|------------------------|------------------|----------------|------------------|------------------|------------------|--------------------|-----------|
| | | | | Exp-2 | Enp-2 seta accesoria | Exp-3 | Enp-2 | Exp-3 | Enp-2 | Exp-3 | Enp-2 | Benp: Exp |
| <i>Q. aestuarii</i> Sciberras <i>et al.</i> , 2017 | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setas | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 1.2.3 1.2.3 | 2.2.1 2.2.1 | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 5:6 5 |
| <i>Q. brevicornis</i> (Scott T., 1894) | ♀ ♂ | 6 segm. — | 4 setas | 2 setas + 3 espinas | ? | ? ? | ? ? | ? ? | ? ? | 1.2.3 ? | 1.2.1 ? | 5:6 ? |
| <i>Q. bunakenesis</i> Mielke, 1997 | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setae | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 2.2.3 2.2.3 | 2.2.0 2.2.0 | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 5:6 5 |
| <i>Q. candelabrum</i> Wells <i>et al.</i> , 1982 | ♀ ♂ | 5 segm. — | 2 setae | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 2.1.3 | 1.2.0 1.2.0 | 2.2.3 2.2.3 | 2.2.1 2.2.1 | 1.2.3 2.2.2 | 1.2.0,1 1.2.1 | 5:5 4 |
| <i>Q. capillata</i> (Wilson, 1932) | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setas | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 1.2.3 2.2.2 | 2.2.1 2.2.1 | 1.2.3 1.2.3 | 1.1.1 1.2.0 | 5:6 5 |
| <i>Q. koreana</i> Lee, 2003 | ♀ ♂ | 6 segm. — | 2 setas | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 2.2.3 2.2.3 | 2.2.1 2.2.1 | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.1 1.2.1 | 5:6 5 |
| <i>Q. longifurcata</i> (Lang, 1965) | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setas | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 0,1.2.3 1.2.3 | 2.2.1 2.2.1 | 0.2.3 1.1.3 | 1.2.1 1.2.1 | 5:6 5 |
| <i>Q. parasigmoides</i> (Bozic, 1969) | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setas | 2 setas + 3 espinas | ? | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 1.2.3 1.2.3 | 3.2.1 2,3.2.1 | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1,2.2.0 | 5:6 5 |
| <i>Q. prolixasetae</i> Walker-Smith, 2004 | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setas | 5 setas | Más largo que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 1.2.3 1.2.3 | 2.2.1 2.2.1 | 0.2.3 0.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 5:6 5 |
| <i>Q. quinquespinosa</i> (Sewell, 1924) | ♀ ♂ | 6 segm. — | 2-4 setas | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 2.2.3 2.2.3 | 2.2.1 2.2.0 | 1,2.2.3 1.2.3 | 1.1,2.1 1.1,2.1 | 5:6 5 |
| <i>Q. varians</i> Bjornberg, 2010 | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setas | 2 setas + 3 espinas | Más corto que la garra | 1.2.3 1.2.3 | 1.2.0 1.2.0 | 1.2.3 2.1.3 | 2.2.1 1.2.1 | 1.2.3 2.1.3 | 1.2.0 1.2.0 | 5:6 5 |
| <i>Q. wellsi</i> (Hamond, 1973) | ♀ ♂ | 6 segm. — | 3 setas | 2 setas + 3 espinas | Más largo que la garra | 1.2.3 1.2.3,4 | 1.2.0 1.2.0 | 2.2.3 1,2.2.3 | 2.2.1 2.2.1 | 1.2.3 2.2.2 | 1,2.2.0 1.2.0 | 5:6 5 |

6

Abundancia, diversidad y estacionalidad de la taxocenosis de harpacticoideos intersticiales en Arroyo Pareja (Bahía Blanca)

Los estuarios se encuentran entre los ecosistemas no-cultivados más productivos (Ysebaert *et al.* 2005), a pesar de ser ambientes naturalmente estresantes debido a un alto grado de variabilidad espacio-temporal en sus características físico-químicas (Alves *et al.* 2013). Al igual que muchos estuarios del mundo, el estuario de Bahía Blanca alberga una comunidad meiobentónica con alta diversidad taxonómica, en gran parte desconocida (Bulnes 2007).

En los sedimentos marinos los copépodos harpacticoideos constituyen usualmente el taxón meiofaunal sub-dominante, después de los nematodos (Huys *et al.* 1996; Caramujo 2015), sin embargo, casi siempre son el taxón más abundante en el contenido estomacal de larvas y juveniles de peces que se alimentan en el fondo (Hicks & Coull 1983), producto de una selectividad diferencial por parte de los depredadores. Por otro lado, los harpacticoideos están entre los principales consumidores de microalgas marinas unicelulares (Chertoprud *et al.* 2014), constituyendo un eslabón crítico en la cadena alimentaria entre los productores primarios microcópicos y los grandes peces y mamíferos (Gee & Warwick 1984).

Se estima que la composición típica de las comunidades de los sedimentos intersticiales marinos contiene alrededor de 30 especies, pero es común que la mayoría de los individuos pertenezcan a entre tres y cinco especies, es decir, que exista un alto grado de dominancia (Hicks & Coull 1983; Huys *et al.* 1996). Los cambios estacionales en la abundancia de las diferentes especies tienen un carácter cíclico. Hay ciclos simples, con un solo pico de abundancia, y ciclos más complicados, con múltiples picos. A menudo la abundancia de los harpacticoideos, y de los crustáceos en general, es alta durante el período cálido del año (desde final de la primavera hasta principio del otoño) y baja durante el período invernal (Chertoprud & Azovsky 2006); aunque algunos trabajos han registrado picos de abundancia en invierno-otoño (Davidovich & Chepurnov 1991; Coull & Dudley 1985; Feller 1980). En general, antes del pico de diversidad se registra un pico de reproducción (Coull & Vernberg 1975). Según la

duración del período de reproducción, este puede ser considerado discreto o restringido, si dura de tres a seis meses; prolongado, si dura más de seis meses, pero menos de doce; o continuo, si las hembras ovígeras están presentes todo el año (Hicks & Coull 1983). Si bien numerosos estudios han probado que algunas especies son capaces de reproducirse todo el año (Coull & Vernberg 1975; Hulings 1974; Renaud-Debyser 1963; Swedmark 1964), la mayoría de las especies del meiobentos se reproduce estacionalmente (Coull & Vernberg 1975; Hicks & Coull 1983).

A pesar de que se ha encontrado una correlación entre los picos de abundancia y reproducción con la temperatura, que permiten esperar que muchas especies tengan picos de abundancia en los meses cálidos, no existe un patrón mundial de abundancia temporal y, por lo tanto, es importante realizar estudios ecológicos de cada comunidad en particular, junto con observaciones secuenciales de la actividad reproductiva y de las variables físicas (Hicks & Coull 1983).

Se han publicado numerosos estudios sobre la ecología de los copépodos harpacticoideos en diversas partes del mundo, especialmente en Europa y América del Norte (por ejemplo: Chertoprud & Azovsky 2006; Chertoprud *et al.* 2007; Coull & Vernberg 1975; Fenchel *et al.* 1967; Gee & Warwick 1984; Gray & Rieger 1971; Harris 1972; Jansson 1968; Renaud-Debyser 1963; Schmidt 1968; 1969; Ürkmez *et al.* 2016), pero a pesar de la cantidad de literatura que demuestra su importancia como componentes del meiobentos (Hicks & Coull 1983), en la Argentina son escasos los trabajos ecológicos que incluyen copépodos harpacticoideos. Rosa Pallares contribuyó ampliamente al conocimiento taxonómico de este grupo en el sur de la Argentina: Ría Deseado (47°45'S), Isla de los Estados (54°46'S) y Tierra del Fuego (>54°48'S), y en algunos de sus trabajos incluyó datos sobre su ecología (por ejemplo: Pallares 1968a, 1968b, 1969b, 1975a, 1982). Para las costas de Buenos Aires, en cambio, no hay trabajos ecológicos sobre comunidades de copépodos meiobentónicos.

Este capítulo presenta un primer análisis descriptivo de la variación estacional de la abundancia, diversidad y actividad reproductiva en la comunidad de harpacticoideos en un sector de la playa de Arroyo Pareja (estuario de Bahía Blanca), junto con un registro de algunas variables físicas, tales como temperatura, salinidad y pH.

Composición y diversidad de la taxocenosis de harpacticoideos

El muestreo de sedimentos a lo largo de un año (abril de 2014 a marzo de 2015) reveló la presencia de 13 morfoespecies de harpacticoideos, de las cuales cinco tuvieron presencia casi permanente (entre 10 y 12 meses) y las mayores abundancias, totalizando el 94 % del total de ejemplares recolectados. En particular, *Halectinosoma parejae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 fue dominante durante gran parte del año y sumó por sí sola 2.098 ejemplares (68,38 % del material) (figura 1.1). Le siguieron en abundancia *Delavalia sp.* (Miraciidae); *Ilyophilus sp. nov.* (Nannopodidae); una especie no identificada de la familia Miraciidae y *Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014 (Laophontidae). Las restantes ocho morfoespecies, cada una con 0,10 a 1,83 %, representaron en conjunto solo el 5,93 % (Figura 1.1).

La dominancia de *Halectinosoma parejae* se evidenció sobre todo en los meses de verano (diciembre a febrero) y otoño (marzo a mayo), durante los cuales superó el 50 % de la muestra total del mes (Figura 6.1). Luego de la desaparición casi completa de los harpacticoideos adultos en invierno (julio), cobraron mayor representatividad las especies minoritarias al terminar el invierno y principios de la primavera (agosto-octubre), hasta que desde fines de la primavera *Halectinosoma parejae* recuperó una posición de dominancia absoluta.

Delavalia sp. fue la única especie presente en todos los meses, aunque siempre en densidades bajas (6,39 ind./10 cm² en promedio, con un máximo de 21,78 ind./10 cm² en marzo).

En la tabla 6.1 se presenta la estadística descriptiva de la abundancia e índices calculados para todos los copépodos harpacticoideos intersticiales. El número de especies por mes varió entre cinco y doce. Los índices de diversidad de la taxocenosis reflejaron claramente el grado de dominancia descrito, llegando a valores altos de equitatividad ($E > 0,8$) solo en los meses en los que *Halectinosoma parejae* representó menos del 40 % de la comunidad (tabla 6.1)

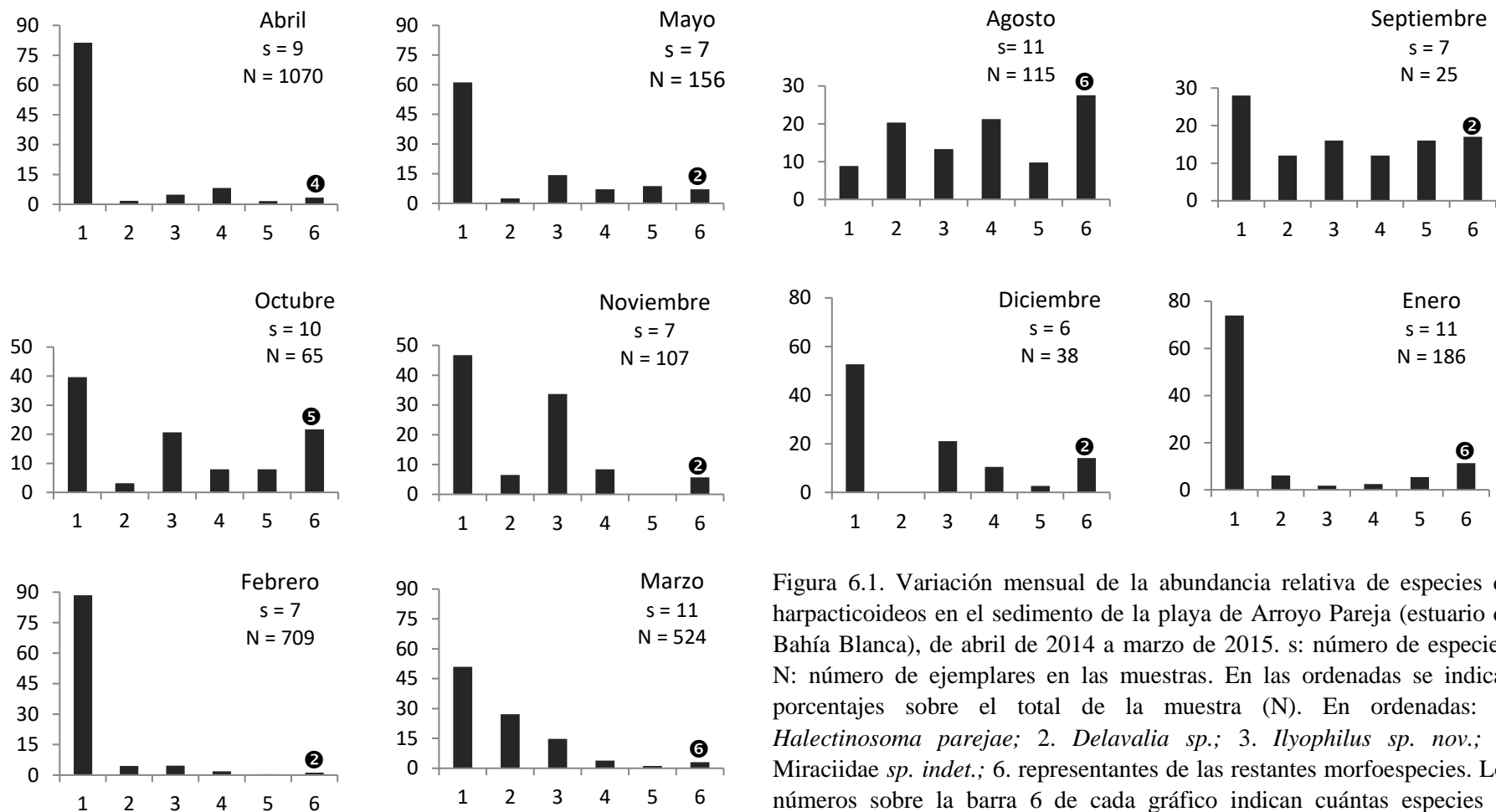


Figura 6.1. Variación mensual de la abundancia relativa de especies de harpacticoideos en el sedimento de la playa de Arroyo Pareja (estuario de Bahía Blanca), de abril de 2014 a marzo de 2015. s: número de especies; N: número de ejemplares en las muestras. En las ordenadas se indican porcentajes sobre el total de la muestra (N). En ordenadas: 1. *Halectinosoma parejae*; 2. *Delavalia sp.*; 3. *Ilyophilus sp. nov.*; 4. *Miraciidae sp. indet.*; 6. representantes de las restantes morfoespecies. Los números sobre la barra 6 de cada gráfico indican cuántas especies se incluyen en ella. Los meses de junio y julio no se grafican por el bajo número total de ejemplares ($N < 20$).

Tabla 6.1. Datos cuantitativos de la comunidad de harpacticoideos intersticiales recolectados en Arroyo Pareja (Bahía Blanca) a lo largo de un año de muestreo. Densidad en ind.10 cm⁻². Se muestra la media \pm error estándar, donde corresponde; número de muestras por mes: 5.

| | Abril | Mayo | Junio | Julio | Agosto | Septiembre |
|--|---------------------|--------------------|------------------|------------------|--------------------|------------------|
| Densidad de harpacticoideos adultos | 302,69 \pm 75,633 | 63,08 \pm 23,825 | 5,09 \pm 3,572 | 4,24 \pm 4,383 | 61,39 \pm 26,221 | 7,07 \pm 4,470 |
| Densidad de <i>Halectinosoma parejae</i> | 242,15 \pm 58,825 | 33,95 \pm 13,324 | 1,70 \pm 1,358 | 0,00 | 2,83 \pm 2,147 | 1,98 \pm 2,075 |
| Densidad de <i>Delavalia</i> sp. | 14,43 \pm 6,925 | 7,92 \pm 8,793 | 0,85 \pm 1,109 | 0,28 \pm 0,554 | 4,24 \pm 4,639 | 1,13 \pm 1,037 |
| Densidad de <i>Ilyophilus</i> sp. nov. | 5,37 \pm 2,827 | 1,41 \pm 1,240 | 0,28 \pm 0,554 | 0,00 | 6,51 \pm 3,112 | 0,85 \pm 1,109 |
| Total de especies de harpacticoideos por fecha (s _d) | 9 | 7 | 5 | 5 | 11 | 7 |
| Número medio de especies por muestra | 7,8 | 5,4 | 2,0 | 1,4 | 7,4 | 3,2 |
| Diversidad máxima (H _{max}) | 2,197 | 1,946 | 1,609 | — | 2,303 | 1,946 |
| Diversidad de harpacticoideos (H') | 0,836 | 1,286 | 1,353 | — | 2,077 | 1,835 |
| Número efectivo de especies (NEE) | 2,31 | 3,62 | 3,87 | — | 7,98 | 6,27 |
| Índice de equitatividad (E) | 0,381 | 0,661 | 0,841 | — | 0,866 | 0,943 |

Tabla 6.1 (Continuación). Datos cuantitativos de la comunidad de harpacticoideos intersticiales recolectados en Arroyo Pareja (Bahía Blanca) a lo largo de un año de muestreo. Densidad en ind.10 cm⁻². Se muestra la media \pm error estándar, donde corresponde; número de muestras por mes: 5.

| | Octubre | Noviembre | Diciembre | Enero | Febrero | Marzo |
|--|-------------------|--------------------|-------------------|--------------------|---------------------|----------------------|
| Densidad de harpacticoideos adultos | 18,39 \pm 9,801 | 30,27 \pm 11,144 | 10,75 \pm 5,586 | 52,62 \pm 35,518 | 200,57 \pm 95,398 | 148,23 \pm 101,419 |
| Densidad de <i>Halectinosoma parejae</i> | 7,07 \pm 5,333 | 14,14 \pm 4,295 | 5,66 \pm 5,749 | 34,51 \pm 26,498 | 174,26 \pm 88,141 | 75,25 \pm 41,947 |
| Densidad de <i>Delavalia</i> sp. | 3,68 \pm 2,854 | 10,18 \pm 9,739 | 2,26 \pm 2,252 | 0,85 \pm 1,109 | 0,00 | 23,76 \pm 17,932 |
| Densidad de <i>Ilyophilus</i> sp. nov. | 0,57 \pm 0,679 | 1,98 \pm 1,880 | 0,00 | 2,83 \pm 3,507 | 0,00 | 40,17 \pm 40,881 |
| Total de especies de harpacticoideos por fecha (s _d) | 10 | 7 | 6 | 11 | 7 | 11 |
| Número medio de especies por muestra | 5,8 | 3,8 | 2,8 | 5,8 | 5,2 | 6,2 |
| Diversidad máxima (H _{max}) | 2,303 | 1,946 | 1,792 | 2,398 | 1,946 | 2,398 |
| Diversidad de harpacticoideos (H') | 1,873 | 1,296 | 1,354 | 1,300 | 0,578 | 1,268 |
| Número efectivo de especies (NEE) | 6,51 | 3,65 | 3,87 | 3,67 | 1,78 | 3,55 |
| Índice de equitatividad (E) | 0,814 | 0,666 | 0,756 | 0,542 | 0,297 | 0,529 |

Estacionalidad

La tabla 6.2 resume los datos físicoquímicos del agua registrados simultáneamente con la toma de muestras del meiobentos.

Tabla 6.2. Temperatura del agua, salinidad y pH en el sitio de estudio (Arroyo Pareja, estuario de Bahía Blanca) a lo largo de un año de muestreo.

| | Temperatura del agua (°C) | Salinidad (%) | pH |
|-----------------------|------------------------------|------------------|------|
| Abril de 2014 | 15,2 | 3,70 | 8,65 |
| Mayo de 2014 | 15,4 | 3,56 | 7,00 |
| Junio de 2014 | 12,5 | 1,34 | 8,36 |
| Julio de 2015 | 9,8 | 2,80 | 7,48 |
| Agosto de 2014 | 16,3 | 2,86 | 8,12 |
| Septiembre de 2014 | 17,6 | 3,15 | 8,52 |
| Octubre de 2014 | 26,5 | 3,18 | 8,23 |
| Noviembre de 2014 | 19,8 | 3,35 | 7,69 |
| Diciembre de 2014 | 20,7 | 3,08 | 7,79 |
| Enero de 2015 | 26,0 | 3,60 | 7,55 |
| Febrero de 2015 | 25,6 | 3,09 | 8,78 |
| Marzo de 2015 | 26,6 | 3,43 | 8,40 |

La taxocenosis de harpacticóideos mostró una estacionalidad muy marcada en términos de densidad ($F_{11,48} = 14,652$, $p < 0.0001$), con abundancias muy significativamente mayores en verano y otoño (Tukey HSD $p < 0.0001$) (Figura 6.2a) y un pico menor de adultos en invierno (agosto). Las variaciones del conjunto respondieron en gran medida a la estacionalidad de *Halectinosoma parejae* ($r^2 = 0,969$; figura 6.2b). Esta última mostró su mayor abundancia en verano (hasta 242,15 ind./10 cm²) y un mínimo en invierno (< 3 ind./10 cm² de junio a septiembre; ausente en julio). Se registraron hembras ovígeras en nueve meses del año, en mayor proporción en primavera, antes del pico de abundancia de febrero-abril (Figura 6.2b).

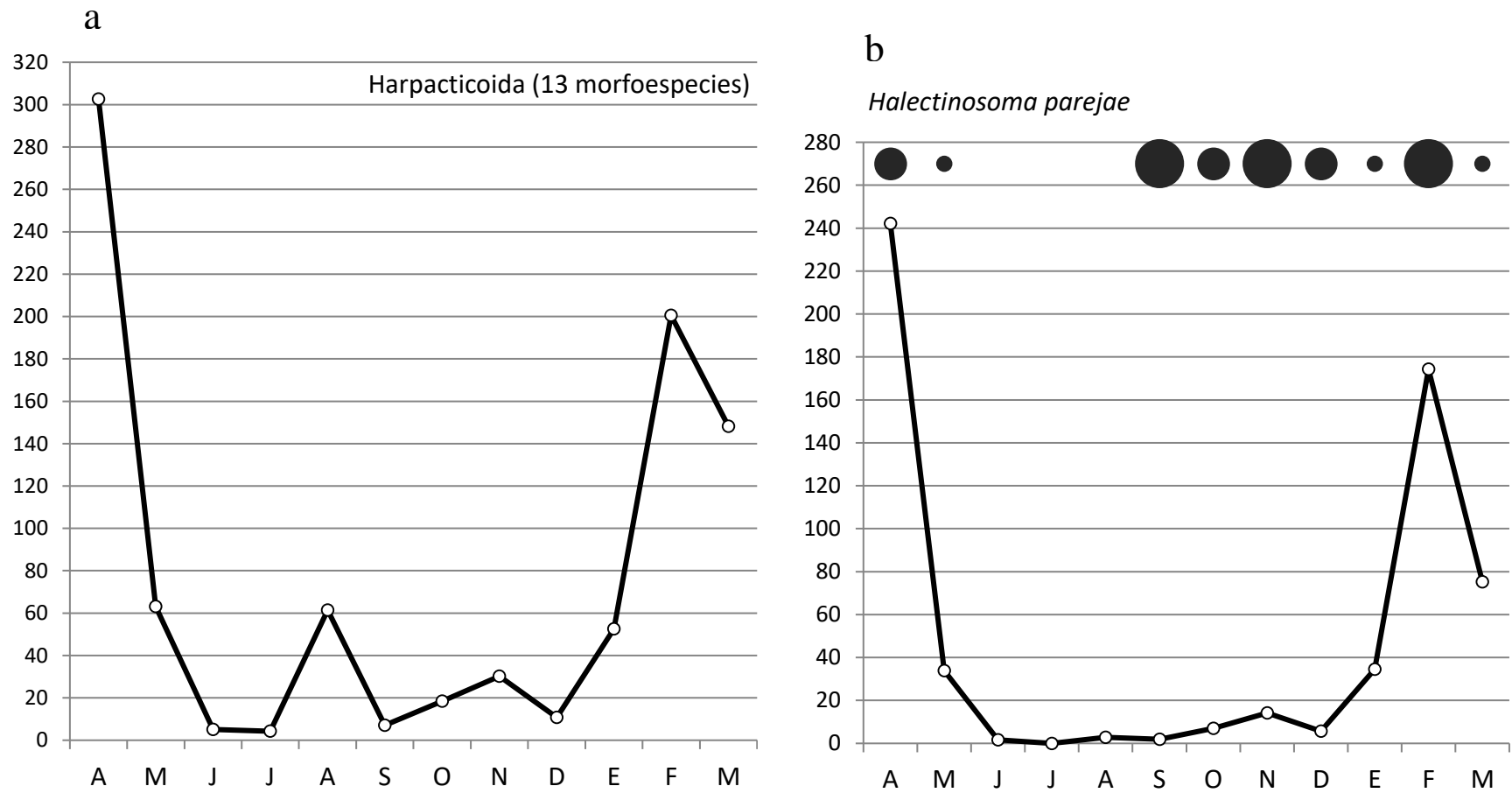
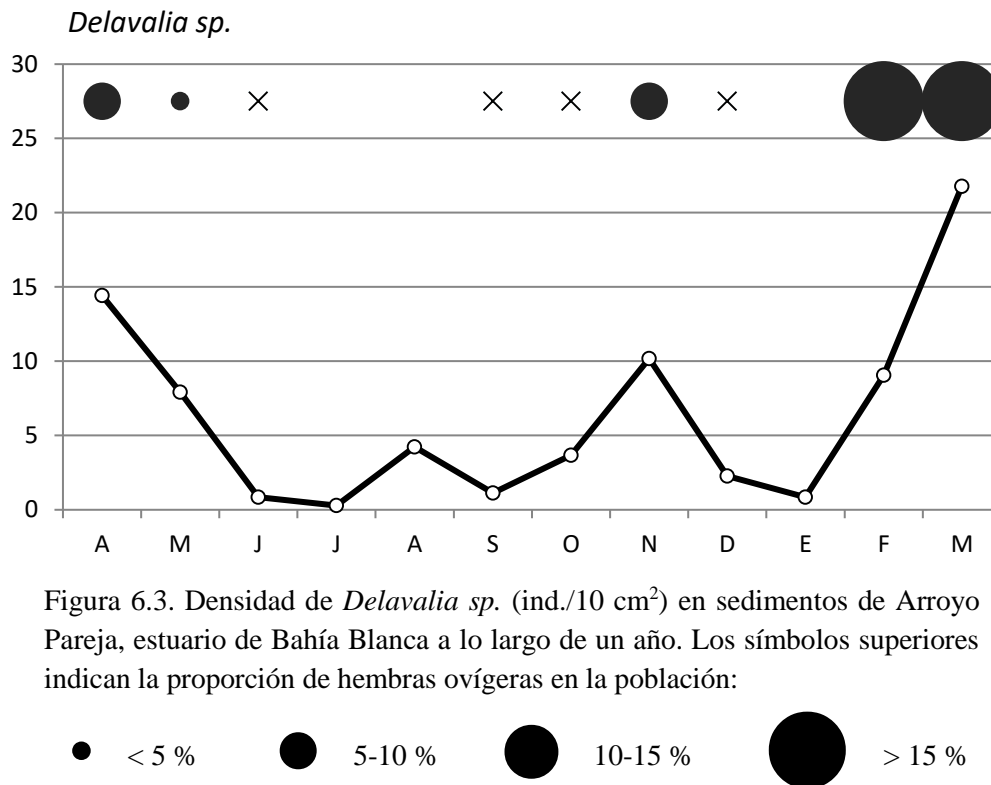


Figura 6.2. a, densidad de harpacticoides (ind./10 cm²) en sedimentos de Arroyo Pareja, estuario de Bahía Blanca a lo largo de un año; b, densidad de *Halectinosoma parejae* (ind./10 cm²) en sedimentos Arroyo Pareja, estuario de Bahía Blanca a lo largo de un año.

Los símbolos superiores indican la proporción de hembras ovígeras en la población:



La segunda especie en importancia numérica, *Delavalia sp.*, siguió un patrón similar a la anterior, con un máximo de 21,78 ind./10 cm² en marzo y un mínimo de 0,28 ind./10 cm² en julio (Figura 6.3). La correlación entre la densidad de esta especie y la de *Halectinosoma parejae* fue significativa ($r = 0,598$), también con hembras ovígeras presentes en nueve de los doce meses de muestreo, pero estas estuvieron en mayor proporción al fin del verano (febrero-marzo).



Las cruces indican presencia de hembras ovígeras, pero sin calcular el porcentaje debido al bajo número de los ejemplares recolectados en esa fecha.

Ilyophilus sp.nov., que en total representó casi el 8 % del total de harpacticoideos recolectados (Figura 1.1), se mantuvo con densidades inferiores a 5 ind./cm² durante la mayor parte del año, con un abrupto pico de hasta 40,17 ind./cm² hacia fines del verano (febrero-marzo), cuando también se registró la máxima proporción de hembras ovígeras (Figura 6.4).

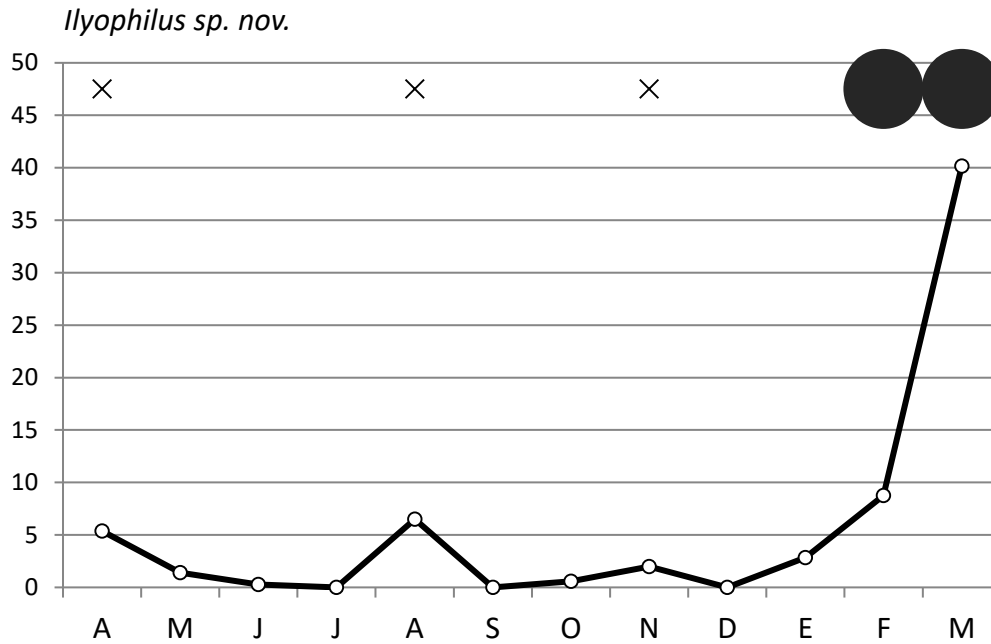


Figura 6.4. Densidad de *Ilyophilus sp. nov.* (ind./10 cm²) en sedimentos de Arroyo Pareja, estuario de Bahía Blanca a lo largo de un año. Los símbolos superiores indican la proporción de hembras ovígeras en la población:



Las cruces indican presencia de hembras ovígeras, pero sin calcular el porcentaje debido al bajo número de los ejemplares recolectados en esa fecha.

La densidad de la especie indeterminada de la familia Miraciidae que numéricamente se ubicó en cuarto lugar, con casi el 6 % de los ejemplares (Figura 1.1), mostró un resultado distinto al de la especie anterior. Al igual que ella se mantuvo en densidades bajas (< 7 ind./10 cm²) hasta un abrupto pico en otoño (abril), pero la mayor proporción de hembras ovígeras se registró en el pico menor de adultos en invierno (agosto) (Figura 6.5).

Finalmente, poco se puede decir de la densidad de *Quinquelaophonte aestuarii*, quinta especie en orden de importancia numérica total, con alrededor del 3 % de los ejemplares recolectados, ya que nunca superó los 5 ind./10 cm² (Figura 6.6), ni acumuló más de 17 ejemplares en los meses de mayor abundancia, de modo que la presencia de hembras ovígeras solo puede señalarse en forma cualitativa.

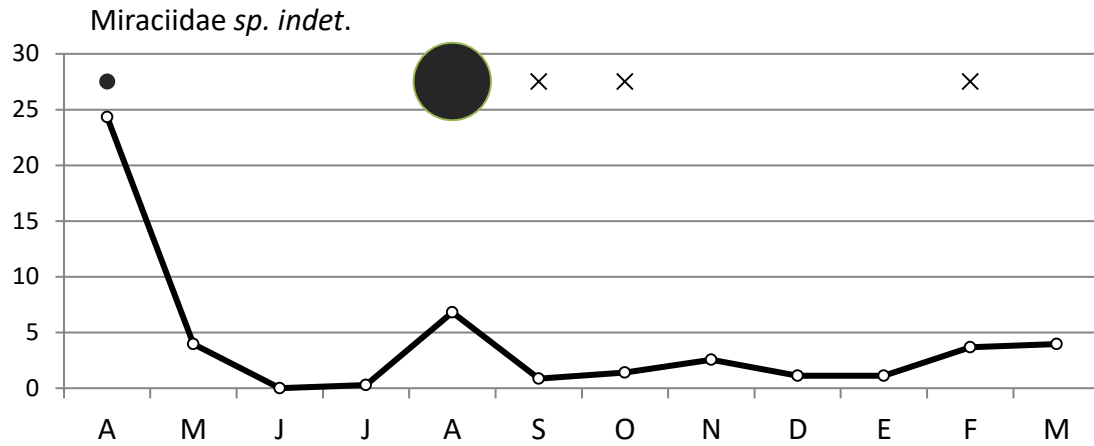


Figura 6.5. Densidad una especie aún no determinada de la familia Miraciidae (ind./10 cm²) en sedimentos de Arroyo Pareja, a lo largo de un año. Los símbolos superiores indican la proporción de hembras ovígeras en la población:



Las cruces indican presencia de hembras ovígeras, pero sin calcular el porcentaje debido al bajo número de los ejemplares recolectados en esa fecha.

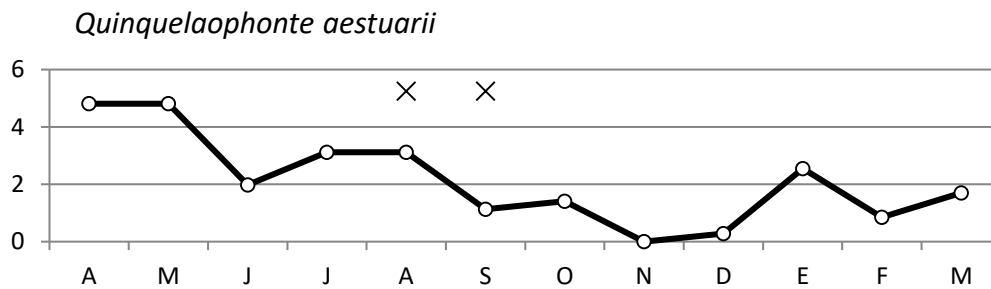


Figura 6.6. Densidad de *Quinquelaophonte aestuarii* (ind./10 cm²) en sedimentos de Arroyo Pareja, a lo largo de un año. Las cruces en la parte superior del gráfico indican la presencia de hembras ovígeras (no se calcula el porcentaje debido al bajo número de los ejemplares recolectados).

Discusión

No hay antecedentes publicados sobre comunidades de harpacticoideos bentónicos de la provincia de Buenos Aires que, con ~ 1.200 km de costas marinas, abarca la mayor parte del área de influencia del agua superficial tropical en la Argentina (Boltovskoy 1981). En particular, el estuario de Bahía Blanca se ubica en la zona transicional entre las masas costeras de la corriente cálida del Brasil y la corriente fría Patagónica (Brandhort & Castello 1971), en una compleja interacción que fue ampliamente descrita y discutida (Marcovecchio & Freire 2014; Piola & Rivas 1997). Esto, sumado a la intensa actividad portuaria local, que incluye reiteradas obras de dragado con remoción y resuspensión masivas de sedimentos (Schnegelberger 2014), lleva a pensar en una posible mezcla faunística de distintos orígenes. Esta solo podría ocurrir por procesos exógenos de transporte, ya que en general los Harpacticoida tienen escasa capacidad de dispersión propia (Dahms & Qian 2004). Los que por su mayor importancia numérica se estudiaron con más detalle en esta tesis correspondieron a tres especies nuevas para la ciencia (*Halectinosoma parejaae*, *Ilyophilus sp. nov.*, *Quinquelaophonte aestuarii*) y una especie probablemente nueva de *Delavalia*.

Para el estuario de Bahía Blanca se habían citado siete especies de Harpacticoida, todas ellas obtenidas en muestras de zooplancton (Hoffmeyer 2004): *Euterpina acutifrons* (Dana, 1847) (Tachidiidae), *Tisbe varians* Scott T., 1914 (Tisbidae), *Robertsonia propinqua* (Scott T., 1893) (Miraciidae), *Hetrolaophonte sp. (aff. pauciseta)* (Laophontidae), *Nannopus palustris* Brady, 1880 (Nannopodidae), *Harpacticus chelifera* (Müller, 1776) (Harpacticidae) y *Dactylopusia tisboides* (Claus, 1863) (Dactylopusiidae). De estas, solo *Euterpina acutifrons* es citada por la bibliografía como un componente habitual del zooplancton (Björnberg 1981), sobre todo en ambientes estuariales (Ramírez 1971a). Las restantes podrían aparecer en el plancton como consecuencia de la baja profundidad y gran turbulencia del ambiente. Sin embargo, si esta fuera la explicación, es notable que no se haya registrado la dominante *Halectinosoma parejaae*, que durante todo el verano y otoño representó más del 50 % de los ejemplares presentes en el sedimento, llegando a ser el 86,88 % de la muestra en febrero.

La identificación de los harpacticoideos hallados en el plancton del estuario de Bahía Blanca fue explicada por Hoffmeyer (1983), sin descripciones ni ilustraciones que permitan una evaluación crítica. Según ese texto, los nombres de las especies fueron

asignados sobre la base de las descripciones de material de Puerto Deseado publicadas por Pallares (1968a), que en aquel momento era la fuente bibliográfica más completa sobre el tema en el país. Hasta ahora la identificación de esos copépodos no fue revisada en forma explícita. Considerando la distancia entre Puerto Deseado (47°45'S) y Bahía Blanca (39°03'S), sus diferencias ambientales, la necesidad actual de descripciones exhaustivas para identificar especies de harpacticoideos y los cambios taxonómicos de las últimas décadas, hay que tomar con cautela las referencias que no cuenten con una revisión reciente.

La densidad de los harpacticoideos intersticiales estudiados en esta tesis estuvo en el orden de magnitud usual para barros de marismas (Coull 1988; Coull & Dudley 1985; Hicks 1986). Se cumplió el patrón usual de inequitatividad (Hicks & Coull 1983; Huys *et al.* 1996), en el que una especie —en este caso *Halectinosoma parejae*— es la dominante principal y con unas pocas especies subdominantes se completa más del 90 % de los individuos de la taxocenosis.

Se corroboró el patrón temporal de mayor abundancia en los meses cálidos (Harrison 1981; Chertoprud & Azovsky 2006), aunque también se registró un pico menor de abundancia en invierno (agosto de 2014), luego de que en junio y julio prácticamente los harpacticoideos habían desaparecido de las muestras. Esta reducción coincidió con dos condiciones fisicoquímicas extremas, como fueron la notable baja de la salinidad, a 13,4 ‰ en junio y temperatura del agua inferior a 10° C en julio.

La región de Bahía Blanca registra promedios anuales de precipitación de entre 550 y 700 mm según las décadas (datos de los años 1941 a 2000: Scarpati & Capriolo 2013). El período de muestreo para esta tesis fue inusualmente lluvioso (Figura 6.7), situación que afectó toda la cuenca que aporta agua dulce al estuario. Si bien la salinidad es un parámetro muy variable, los valores inferiores a 20 ‰ son excepcionales (*cf.* Hoffmeyer 2004).

La desaparición casi completa de los adultos de *Halectinosoma parejae* en invierno sugieren que se trata de una especie de ciclo de vida anual. Los picos de abundancia que presentaron en agosto tres de las especies (*Delavalia sp.*, *Ilyophilus sp. nov.* y *Miraciidae sp. indet.*) pueden haber estado relacionados con la ausencia de la especie dominante el resto del año y con la floración algal que es característica de este ambiente (Freije & Gayoso 1988; Gayoso 1998; Popovich *et al.* 2008a). Aunque esas floraciones se han estudiado extensamente en el fitoplancton del estuario, la

disponibilidad de nutrientes que la determina (Popovich *et al.* 2008b) probablemente tenga un efecto similar en el microfitobentos.

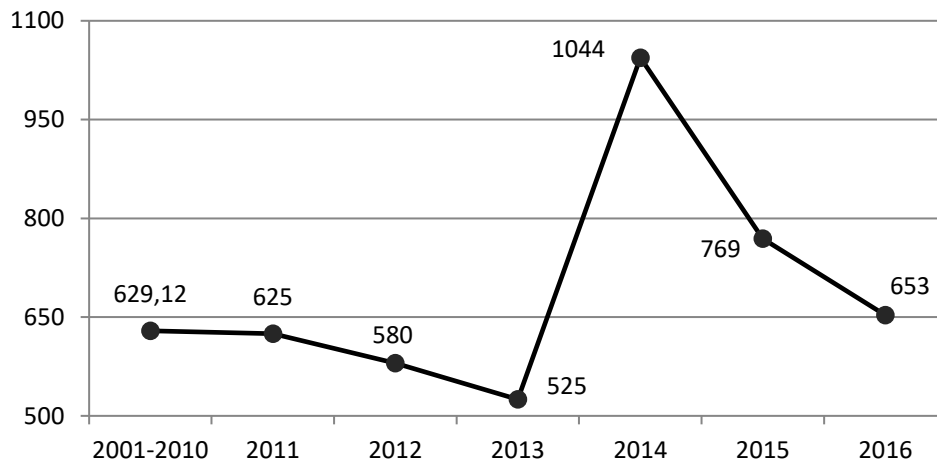


Tabla 6.7. Precipitación anual (en mm) en Bahía Blanca desde 2001 (el primer valor es promedio de diez años). Elaborado con datos del Servicio Meteorológico Nacional (www.smn.gov.ar/serviciosclimaticos/?mod=elclima&id=5&var=buenosaires) y Bolsa de Cereales de Bahía Blanca (<http://info.bcp.org.ar/ArchivosPublicados/www.bcp.org.ar/InformesAgricultolas/2017/2017-01%20Lluvias%202016.pdf>)

No se ha estudiado en detalle la capacidad de los harpacticoideos para emerger del sedimento e integrarse temporalmente al plancton, pero se sabe que algunas especies lo hacen (Suderman & Thisle 1998; Thisle 2003), sobre todo con fines tróficos.

Las cuatro especies más abundantes en el sedimento parecen tener diferentes periodos de reproducción. *Halectinosoma parejae* incluyó hembras ovígeras en todas las fechas de muestreo en las que estuvo presente. *Delavalia sp.* e *Ilyophilus sp. nov.* también tuvieron períodos prolongados de reproducción, pero con una proporción de ovígeras mucho más alta en verano, mientras que la especie aún no identificada de Miraciidae parece concentrar su reproducción en invierno.

7

Consideraciones finales

La comunidad meiobentónica del estuario es diversa (Bulnes 2007; Martelli 2010; Villares *et al.* 2013) y posiblemente su estudio tenga importancia al incorporar una dimensión más a la dinámica comunitaria de un ambiente complejo y cambiante, aún poco explorada en nuestro medio.

El estudio taxonómico requirió un esfuerzo importante, ya que la especie que predomina casi todo el año pertenece a una familia (Ectinosomatidae) que tiene una larga historia de imprecisiones y confusiones difíciles de resolver. La descripción de *Halectinosoma parejaae* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017 no se podía hacer sin discutir una parte importante de las especies conocidas. Como resultado de la revisión de toda la bibliografía mundial sobre el tema, se estableció otro nuevo taxón del grupo especie (*Halectinosoma pseudarenicola* Sciberras, Huys, Bulnes & Cazzaniga, 2017), se reubicaron algunas especies de posición conflictiva y se elaboró una nueva clave de todos los géneros válidos de la familia. Este cuerpo de información ya fue publicado en una revista internacional.

De las otras dos especies nuevas descubiertas en el estuario de Bahía Blanca, una ya se dio a conocer (*Quinquelaophonte aestuarii* Sciberras, Bulnes & Cazzaniga, 2014) y la otra, del género *Ilyophilus*, se presentó por primera vez en esta tesis y se publicará próximamente.

En todos los casos se han descrito ambos sexos, con el detalle de todos sus apéndices, estructuras cefálicas y quetotaxia completa. Estas son las primeras especies de Harpacticoida que se describen en la Argentina después de los trabajos pioneros de Pallares (1966-1982), Rouch (1962) y Ramírez (1971b).

Otras dos especies de la familia Miraciidae (una de ellas del género *Delavalia*) deberán describirse y discutirse con mucho detalle, porque se trata de otro grupo de Harpacticoida en el que abundan las dificultades taxonómicas.

Las mencionadas cubren el 94 % del material recolectado en los muestreos. Quedan por corroborar las diferencias de la comunidad de copépodos intersticiales en otros años y en otras zonas del estuario.

Las variaciones temporales de abundancia y frecuencia de aparición de hembras ovígeras dieron resultados compatibles con algunos modelos establecidos en la bibliografía (Coull & Dudley 1985; Coull & Vernberg 1975), pero también se necesita comprobar su validez a más largo plazo. El tipo de muestreo aplicado en esta tesis — más que nada exploratorio— limita la precisión de la interpretación ecológica, que requeriría un mayor número de réplicas dada la baja densidad de la mayoría de las especies. Sin embargo, esta experiencia da una nueva base para planificar actividades futuras que pongan a prueba estos resultados sobre un grupo zoológico importante en las comunidades que integra y muy poco conocido en nuestra latitud.

Trabajos publicados como resultados parciales de esta tesis

Sciberras M., Bulnes V.N. & Cazzaniga N.J. (2014) A new species of *Quinquelaophonte* (Copepoda: Harpacticoida) from Argentina. *Zoologia (Curitiba)*, 31 (5): 496-502. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702014000500010>

Sciberras M., Huys, R., Bulnes, V. N. & Cazzaniga, N. J. (2017) A new species of *Halectinosoma* Vervoort, 1962 (Copepoda: Harpacticoida) from Argentina, including a key to species with unusual leg armature patterns, notes on wrongly assigned taxa and an updated key to ectinosomatid genera. *Marine Biodiversity*, 1-16. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0806-0>

BIBLIOGRAFÍA

- Alves A.S., Adão H., Ferrero T.J., Marques J.C., Costa M.J. & Patrício J. (2013) Benthic meiofauna as indicator of ecological changes in estuarine ecosystems: the use of nematodes in ecological quality assessment. *Ecological Indicators*, 24: 462-475.
- Apostolov A. (2007) Marine harpacticoids (Copepoda, Harpacticoida) of Iceland, 1. Genus *Halectinosoma* Lang, 1944 and genus *Leptocaris* T. Scott, 1899. *Crustaceana*, 80: 1153-1169. <https://doi.org/10.1163/156854007782321155>
- Apostolov A. (2011) *Les Harpacticoïdes (Crustacea, Copepoda) d'Islande*. Libra Scorp, Bargas, Bulgaria. 368 pp.
- Balsamo M., Albertelli G., Ceccherelli V.U., Coccioni R., Colangelo M.A., Curini-Galletti M., Danovaro R., D'Addabbo R., De Leonardis C., Fabiano M., Frontalini F., Gallo M., Gambi C., Guidi L., Moreno M., Pusceddu A., Sandulli R., Semprucci F., Todaro M.A. & Tongiorgi P. (2010) Meiofauna of the Adriatic Sea: present knowledge and future perspectives. *Chemistry and Ecology*, 26 (Supplement): 45-63. doi: 10.1080/02757541003705492
- Bastida R., Zamponi M., Bremec C., Roux A., Genzano G. & Elías R. (2007) Las comunidades bentónicas. En: Carreto J. & Bremec C. (editores). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 5: El ecosistema marino*. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). 169 pp. ISBN 978-9872-02-4581.
- Björnberg T.K.S. (1981) Copepoda. En: Boltovskoy D. (editor). *Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). 936 pp.
- Bodin P. (1964) Recherches sur la systématique et la distribution des Copépodes Harpacticoïdes des substrats meubles des environs de Marseille. *Recueil des travaux de la Station marine d'Endoume, Faculte des sciences de Marseille*, 51 (35): 107-183.
- Bodin P. (1971) Catalogue des nouveaux Copépodes Harpacticoïdes marins. Additif no. 1. *Téthys*, 2: 881-907.
- Bodin P. (1979) Copépodes Harpacticoïdes marins des environs de la Rochelle. 5. Espèces nouvelles ou incertaines. *Vie Milieu*, 27A: 311-357.
- Bodin P. (1997) Catalogue of the new marine harpacticoid copepods (1997 edition). *Documents de travail de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, 89: 1-304.
- Boltovskoy E. (1981) Masas de agua del Atlántico sudoccidental. En: Boltovskoy D. (editor). *Atlas del zooplancton del Atlántico sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). 936 pp.
- Borutzky E.V. (1972) Copepoda Harpacticoida from subterranean water of the shore of Issk-kul and southern Kisilkum. *Trudy zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 51: 98-119.
- Boxshall G.A. (1979) The planktonic copepods of the northeastern Atlantic Ocean: Harpacticoida, Siphonostomatoida and Mormonilloida. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 35: 201-264.
- Boxshall G.A. (1992) Copepoda. *Microscopic anatomy of invertebrates*, 9: 347-384.
- Boxshall G.A. & Halsey S.H. (2004) *An introduction to copepod diversity. Vol. I*. Ray Society, London, UK. 421 pp.

Brady G.S. (1880) *A Monograph of the Free and Semi-parasitic Copepoda of the British Island. Vol. II.* Ray Society, London, UK. 182 pp + 97 figuras.

Brandhorst W. & Castello J.P. (1971) Evaluación de los recursos de anchoíta (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay. I. Las condiciones oceanográficas, sinopsis del conocimiento actual sobre la anchoíta y el plan para su evaluación. *Contribución del Instituto de Biología Marina, Mar del Plata*, 166: 1-63.

Bremec C., Martínez D. & Elías R. (2007) Asociaciones bentónicas de fondos duros y comunidades incrustantes. En: Piccolo, M.C. & M. Hoffmeyer (editoras). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. 3a. edición. Bahía Blanca: Editorial de la Universidad Nacional del Sur (EdiUNS). 233 pp. ISBN: 987 9281 9 69.

Bulnes V.N. (2007) Microturbelarios (Acoelomorpha y Platyhelminthes) litorales del estuario de Bahía Blanca. Universidad Nacional del Sur. Tesis Doctoral. 221 pp.

Calvo-Marcilese L. & Pratolongo P. (2009) Foraminíferos de marismas y llanuras de marea del estuario de Bahía Blanca, Argentina: distribución e implicaciones ambientales. *Revista Española de Micropaleontología*, 41 (3): 315-332.

Candeais A. (1959) Contribution to the knowledge of the Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the litoral of Angola. *Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola*, 45: 79-104.

Canu E. (1892) Les copépodes du Boulonnais, morphologie, embryologie, taxonomie. *Travaux du Laboratoire de Zoologie Maritime de Wimereux-Ambleteuse*, 6: 127-184.

Caramujo M.J. (2015) Class Maxillopoda: Subclass Copepoda: Order Harpacticoida. En: Melic A., Ribera I. & Torralba A. (editores). *Revista IDE@-SEA*, 91A. Sociedade Entomológica Aragonesa.

Chertoprud E.S. & Azovsky A.I. (2006) Seasonal dynamics of the populations of intertidal harpacticoids (Harpacticoida: Copepoda) in the White Sea. *Oceanology*, 46 (1): 71-80.

Chertoprud E.S., Chertoprud M.V., Garlitskaya L.A. & Azovsky A.I. (2007) Spatial variability of the structure of the Harpacticoida (Copepoda) crustacean assemblages in intertidal and shallow-water zones of European seas. *Oceanology*, 47 (1): 51-59.

Chertoprud E.S., Garlitska L.A. & Azovsky A.I. (2010) Large-scale patterns in marine harpacticoid (Crustacea, Copepoda) diversity and distribution. *Marine Biodiversity*, 40 (4): 301-315.

Chertoprud E.S., Frenkel S.E., Novichkova A.A. & Vodop'yanov S.S. (2014) Harpacticoida (Copepoda) fauna and the taxocenoses structure of brackish lagoons and estuaries of the Russian far east. *Oceanology*, 54 (6): 739-751.

Chislenko L.L. (1967) Garpaktitsidy (Copepoda Harpacticoida) Karelskogo poberezh'ya Belogo morya. Copepoda Harpacticoida of the Karelian coast of the White Sea. *Issled Fauny Morei*, 7 (15): 48-196.

Clément M. & Moore C.G. (1995) A revision of the genus *Halectinosoma* (Harpacticoida: Ectinosomatidae): a reappraisal of *H. sarsi* (Boeck) and related species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 114: 247-306. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1995.tb00118.x>

Clément M. & Moore C.G. (2000) A revision of the genus *Halectinosoma* (Copepoda: Harpacticoida: Ectinosomatidae): the *H. herdmani* (Scott & Scott) group of species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128: 237-267. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2000.tb00163.x>

- Clément M. & Moore C.G. (2007) Towards a revision of the genus *Halectinosoma* (Copepoda, Harpacticoida, Ectinosomatidae): new species from the North Atlantic and arctic regions. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149: 453-475. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00267.x>
- Clément M. & Ólafsson E. (2001) A redescription of the common harpacticoid *Pseudobradia arctica* (Olofsson, 1917) comb. Nov. (Crustacea, Copepoda) from the Baltic Sea with ecological notes. *Sarsia*, 86: 221-228.
- Coull B.C. (1975) Three new harpacticoid copepods from the north inlet estuary, Georgetown, South Carolina, U.S.A. *Crustaceana*, 29: 113-126. <https://doi.org/10.1163/156854075X00135>
- Coull B.C. (1976) On the two laophontid harpacticoid copepods described by Wilson as *Laophonte capillata*, with keys to the genus *Paronychocamptus*. *Transactions of the American Microscopical Society*, 95: 35-45.
- Coull B.C. (1986) A new species of *Pseudobradia* and the rediscovery and correction of *Quinquelaophonte capillata* (Copepoda: Harpacticoida). *Transactions of the American Microscopical Society*, 105: 121-129.
- Coull B.C. (1988) The ecology of the marine meiofauna. En: Higgins R.P. & Thiel H. (editores). *Introduction to the study of meiofauna*. Washington, DC: Smithsonian Institute. 488 pp.
- Coull B.C. & Dudley B.W. (1985) Dynamics of meiobenthic copepod populations: a long-term study (1973-1983). *Marine Ecology Progress Series*: 219-229.
- Coull B.C. & Vernberg W.B. (1975) Reproductive periodicity of meiobenthic copepods: Seasonal or continuous? *Marine Biology*, 32 (3): 289-293.
- Cuadrado D.G., Ginsberg S.S. & Gómez E.A. (2007) Geomorfología. En: Piccolo M.C. & Hoffmeyer M.S. (editoras). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. 3a. edición. Bahía Blanca. Editorial de la Universidad Nacional del Sur (EdiUNS). 233 pp. ISBN: 987 9281 9 69.
- Dahms H. & Qian P. (2004) Life histories of the Harpacticoida (Copepoda, Crustacea): a comparison with meiofauna and macrofauna. *Journal of Natural History*, 38 (14): 1725-1734.
- Davidovich N.A. & Chepurinov V. (1991) Periodical components of harpacticoids abundance dynamics in upper Black-sea sublittoral near karadag. *Okeanologiya*, 31 (1): 140-145.
- Diodato S.L., Berasategui A.A. & Hoffmeyer M.S. (2006) Morphological types and seasonal variation in eggs of zooplankton species from bottom sediments in Bahía Blanca estuary, Argentina. *Brazilian Journal of Oceanography*, 54 (2-3): 161-167.
- Dutto M.S., López Abbate M.C., Biancalana F., Berasategui A.A. & Hoffmeyer M.S. (2012) The impact of sewage on environmental quality and the mesozooplankton community in a highly eutrophic estuary in Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 69 (3): 399-409.
- Eibye-Jacobsen D. & Kristensen R.M. (1994) A new genus and species of Dorvilleidae (Annelida, Polychaeta) from Bermuda, with a phylogenetic analysis of Dorvilleidae, Iphitimidae and Dinophilidae. *Zoologica Scripta*, 23: 107-131.
- Elías R., Iribarne O., Bremec C. & Martínez D. (2007) Comunidades bentónicas de fondos blandos. En: Piccolo, M.C. & Hoffmeyer M. (editoras). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. 3a. edición. Bahía Blanca: Editorial de la Universidad Nacional del Sur (EdiUNS). 233 pp. ISBN: 987 9281 9 69.

- Elías R. (1985) Macrobenitos del estuario de la Bahía Blanca (Argentina). I Mesolitoral. *Spheniscus*, 1: 1-33.
- Elías R. & Bremec C.S. (1986) Macrobenitos del área de la Bahía Blanca (Argentina) II. Relaciones entre asociaciones de sustrato móvil. *Spheniscus*, 3: 51-52.
- Espósito G. (1986) Étude geomorphologique de la zone El Rincón (Argentina). Docteur 3 Cycle Thesis. Université Paris-Sud. 199 pp.
- Feller R.J. (1980) Quantitative cohort analysis of a sand-dwelling meiobenthic harpacticoid copepod. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 11 (4): 459-476.
- Fenchel T., Jansson B.O. & Thun W.V. (1967) Vertical and horizontal distribution of the metazoan microfauna and of some physical factors in a sandy beach in the northern part of the Øresund. *Ophelia*, 4: 43-227.
- Fiers F. & Kotwicki L. (2013) The multiple faces of *Nannopus palustris* auct. Reconsidered: a morphological approach (Copepoda: Harpacticoida: Nannopodidae). *Zoologischer Anzeiger- A Journal of Comparative Zoology*, 253 (1): 36-65.
- Freije R.H. & Gayoso A.M. (1988) Producción primaria del estuario de Bahía Blanca. *Informes UNESCO, Ciencias del Mar, Uruguay*, 7: 112-114.
- Garlitska L., Neretina T., Schepetov D., Mugue N., Troch M., Baguley J.G. & Azovsky A. (2012) Cryptic diversity of the “cosmopolitan” harpacticoid copepod *Nannopus palustris*: genetic and morphological evidence. *Molecular Ecology*, 21 (21): 5336-5347.
- Gayoso A.M. (1998) Long-term phytoplankton studies in the Bahía Blanca estuary, Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 655-660.
- Gee J.M. & Warwick R.M. (1984) Preliminary observations on the metabolic and reproductive strategies of harpacticoid copepods from an intertidal sandflat. *Hydrobiologia*, 118 (1): 29-37.
- Gelós E.M., Marcos A.O., Spagnuolo J.O. & Schillizi R.A. (2007) Textura y mineralogía de los sedimentos. En: Piccolo M.C. & Hoffmeyer M.S. (editoras). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. 3a. edición. Bahía Blanca. Editorial de la Universidad Nacional del Sur (EdiUNS). 233 pp. ISBN: 987 9281 9 69.
- George K.H. & Schminke H.K. (1999) Sublittoral Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the Magellan Straits and the Beagle Channel (Chile). Preliminary results on abundances and generic diversity. En: Arntz W.E. & Ríos C. (editores). *Magellan-Antarctic: ecosystem that drifted apart*. Scientia Marina, 63 (Suppl. 1): 133-137.
- Giere O. (2009) *Meiobenthology. The microscopic motile fauna of aquatic sediments*. Second edition, Springer, Berlin, Alemania. 527 pp.
- Gomes C.A.A. (2002) Variação temporal da comunidade da meiofaunal e diversidade de Copepoda Harpacticoida em manguezal, em Itamaracá. Disertación de Maestría. Universidade Federal de Pernambuco. 73 pp.
- Gray J.S. & Rieger R. (1971) A quantitative study of the meiofauna of an exposed sandy beach, at Robin hood Bay, Yorkshire. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 51: 1-19.
- Gurney R. (1932) *British fresh-water Copepoda. II*. Ray Society Series, London, UK. 384 pp.

- Hamond R. (1973) The harpacticoid copepods (Crustacea) of the saline lakes in southeast Australia, with special reference to the Laophontidae. *Records of the Australian Museum*, 28: 393-420.
- Harguinteguy C.A., Cofré M.N. & Pastor de Ward C.T. (2012) Change in the meiofaunal community structure of sandy beaches of the Nuevo Gulf (Chubut, Argentina). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 52 (34): 411-422.
- Harris R.P. (1972) The distribution and ecology of the interstitial meiofaunal of a sandy beach at Whitsand Bay East Cornwall. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 52 (1): 1-18.
- Harrison B.J. (1981) The biological determinants of the structure of harpacticoid copepod communities on an estuarine intertidal flat (Fraser River Delta). PhD Dissertation, University of British Columbia. <https://open.library.ubc.ca/cIRcle/collections/ubctheses/831/items/1.0095315>.
- Hicks G.R.F. (1986) Distribution and behaviour of meiofaunal copepods inside and outside seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*, 31: 159-170.
- Hicks G.R.F. & Coull B. (1983) The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and marine biology*, 21: 67-175.
- Higgins R.P. & Thiel H. (1988) *Introduction to the study of meiofaunal*. Washington, DC. Smithsonian Institution. 488 pp.
- Hoffmeyer M.S. (1983) Zooplankton del area interna de la Bahía Blanca (Buenos Aires, Argentina). I-Composición faunística. *Historia Natural*, 3 (8): 73-94.
- Hoffmeyer M.S. (2004) Decadal change in zooplankton seasonal succession in the Bahía Blanca estuary, Argentina, following introduction of two zooplankton species. *Journal of Plankton Research*, 26 (2): 181-189.
- Hulings N.C. (1974) A temporal study of Lebanese sand beach meiofaunal. *Cahiers de Biologie Marine*, 15: 319-335.
- Huys R. (2016) Harpacticoid copepods –their symbiotic associations and biogenic substrata: a review. En: Huys R. (editor). *Recent developments in taxonomy and biodiversity of symbiotic Copepoda (Crustacea)- A volume in celebration of the career of Prof. Il-Hoi Kim*. Zootaxa, 4174: 448-729. doi: [10.11646/zootaxa.4174.1.28](https://doi.org/10.11646/zootaxa.4174.1.28)
- Huys R. & Bodin P. (1997) First record of Acanthocephala in marine copepods. *Ophelia*, 46: 217-231. <https://doi.org/10.1080/00785326.1997.10432880>
- Huys R. & Boxshall G.A. (1991) *Copepod evolution (Vol. 159)*. Ray Society, London. 468 pp.
- Huys R. & Iliffe T.M. (1998) Novocriniidae, a new family of harpacticoid copepods from anchihaline caves in Belize. *Zoologica Scripta*, 27: 1-15.
- Huys R. & Kihara T.C. (2010) Systematics and phylogeny of Cristacoxidae (Copepoda, Harpacticoida): a review. *Zootaxa*, 2568: 1-38.
- Huys R., Gee J.M., Moore C.G. & Hamond R. (1996) *Marine and brackish water harpacticoid copepods. Part 1. Keys and notes for identification of the species. Synopses of the British Fauna (new series)*. Academic Press, Linnean Society of London, London. 352 pp.

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature) (1999) *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. London: International Trust for Zoological Nomenclature, xxix + 306 pp

ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature) (2010) Opinion 2248 (Case 3470) *Halectinosoma* Vervoort, 1962 (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida): usage conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 67(2): 185-187.

Itô T. (1973) Three species of marine harpacticoid copepods from Amakusa, Kyushu. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University, Series VI, Zoology*, 18: 516-531.

Jansson B.O. (1968) Quantitative and experimental studies of the interstitial fauna in four Swedish sandy beaches. *Ophelia*, 5: 1-71.

Jaume D., Conradi M. & López-González P.J. (2004) Copépodos. En: Barrientos J.A. (editor). *Curso práctico de entomología*. Asociación Española de Entomología y CIBIO. Manuals de la Universitat Autònoma de Barcelona, 41: 303-331.

Kahan D., Uhlig G., Schwenzer D. & Horowitz L. (1981) A simple method for cultivating harpacticoid copepods and offering them to fish larvae. *Aquaculture*, 26 (3-4): 303-310.

Karanovic T. & Kim K. (2014) New insights into polyphyly of the harpacticoid genus *Delavalia* (Crustacea, Copepoda) through morphological and molecular study of an unprecedented diversity of sympatric species in a small South Korean bay. *Zootaxa*, 3783: 1-96.

Karanovic T. & Pesce G.L. (2001) a new genus and species of the family Ectinosomatidae (Crustacea: Copepoda: Harpacticoida) from the groundwaters of India. *Annales de Limnologie*, 37: 281-292.

Kihara T.C. & Huys R. (2009) A new genus of Ectinosomatidae (Copepoda, Harpacticoida) from sublittoral sediments in Ubatuba, São Paulo state (Brazil), an updated key to genera and notes on *Noodtiella* Wells, 1965. *ZooKeys*, 17: 57-88. <https://doi.org/10.3897/zookeys.17.202>

Kikuchi Y. & Yokota K. (1984) New record of two freshwater harpacticoid copepods, *Nannopus palustris* Brady and *Leptocaris brevicornis* (van Douwe), in Lake Hinuma. *Publication of Itako Hydrobiological Station*, 1: 1-9.

Kim J.G., Choi H.K. & Yoon S.M. (2017) A reappraisal of the genera *Nannopus* Brady, 1880 and *Ilyophilus* Lilljeborg, 1902 (Copepoda, Harpacticoida, Nannopodidae) with a description of *N. parvipilis* sp. nov. from South Korea. *Crustaceana*, 90 (11-12): 1351-1365.

Kornev P.N. & Chertoprud E.C. (2008) *Copepod crustaceans of the order Harpacticoida of the White Sea: morphology, systematics, ecology*. Biology Faculty, Moscow State University. Tovarishchestvo Nauchnikh Izdaniy KMK, Moscow. 379 pp.

Kristensen R.M. (1983) Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 21: 163-180.

Kunz H. (1949) Die sandbewohnenden Copepoden von Helgoland. II. *Kieler Meeresforsch*, 6: 51-58.

Lang K. (1948) *Monographie der Harpacticiden*. Lund, Hakan Ohlsson. 1481 pp.

Lang K. (1965) Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific coast. *Kungl. Svenska vetenskapsakademiens handlingar*, 10 (2): 1-560.

Lee W. (2003) A marine harpacticoid, *Quinquelaophonte koreana* sp. nov. from a Sandy beach in Korea (Crustacea: Copepoda). *Zoological Science*, 20 (5): 657-668.

- Letova V.N. (1982) Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) ilisto peschanoi litorali vostochnogo Murmana. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the mud-sandy litoral of the east Murman. En: Skarlato O.A. (editor). *Bespozvonochnye pribrezhnykh biotsenozov severnogo ledovitego. Marine invertebrates of coastal biocenoses of the Arctic Ocean and the Pacific Ocean*. Issled Fauny Morei, 29 (37): 46-75.
- Lillebø A.I., Mogens R.F., Pardal M.A. & Marques J.C. (1999) The effect of macrofauna, meiofauna and microfauna on the degradation of *Spartina maritima* detritus from a salt marsh area. *Acta Oecologica*, 20 (4): 249-258.
- Lilljeborg W. (1902) Synopsis speciorum huc usque in aquis dulcibus Suecia observatarum familie Harpacticidarum. Kongl. *Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bandet 36: 1-75.
- Marcovecchio J.E. & Freire R.H. (compiladores) (2014) *Procesos químicos en estuarios*. Buenos Aires: Editorial Universitaria de la Universidad Tecnológica Nacional. 270 pp.
- Mare M.F. (1942) A study of a marine benthic community with special reference to the microorganism. *Journal of the Marine biological Association of the United Kingdom*, 25: 517-554.
- Martelli A. (2010) Estudio taxonómico preliminar de nematodos de vida libre del estuario de Bahía Blanca. Universidad Nacional del Sur. Tesis de grado. 45 pp.
- Martelli A., Lo Russo V., Villares G. & Pastor de Ward C.T. (2017) Two new species of free-living marine nematodes of the family Oxystominidae Chitwood, 1935 (Enoplida) with a review of the genus *Thalassolaimus* de Man, 1893 from the Argentine coast. *Zootaxa*, 4250 (4): 347-357.
- Martinetto P., Iribarne O. & Palomo G. (2005) Effect on fish predation on intertidal benthic fauna is modified by crab bioturbation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 318: 71-84.
- Melo W.D. (2007) Orígenes morfológicos. En Piccolo M.C. & Hoffmeyer M.S. (editoras). *Ecosistema del estuario de Bahía Blanca*. 3a. Edición. Bahía Blanca: Editorial de la Universidad Nacional del Sur (EdiUNS). 233 pp. ISBN: 987 9281 9 69
- Menechella A.G., Bulnes V.N. & Cazzaniga N.J. (2015) A new Batillipedidae (Tardigrada, Arthrotardigrada) from Argentina. *Zootaxa*, 4032 (3): 339-344.
- Menechella A.G., Bulnes V.N. & Cazzaniga N.J. (2017) Two new species of *Batillipes* (Tardigrada, Arthrotardigrada, Batillipedidae) from the Argentinean Atlantic coast, and key to all known species. *Marine Biodiversity*: 1-9.
- Mielke W. (1997) on a small collection of Laophontidae (Copepoda) from Sulawesi, Indonesia. *Microfauna Marina*, 11: 223-250.
- Miura Y. (1964) Subterranean harpacticoid copepods from a driven well in Japan. *Japanese Journal of Zoology*, 14: 133-141.
- Montesarchio L.A. & Lizasoain W.O. (1981) Dinámica sedimentaria en la denominada Ría de Bahía Blanca. *Boletín del Servicio de Hidrografía Naval*, 8 (3): 37-60.
- Moore C.G. (1974) A new species of *Halectinosoma* (Copepoda, Harpacticoida) from the Isle of Man. *Journal of Natural History*, 8 (4): 469-476. <https://doi.org/10.1080/00222937400770391>
- Nicholls A.G. (1939) Marine harpacticoids and cyclopoids from the shores of the St. Lawrence. Station Biologique de Saint-Laurent. Fauna et Flora Laurentianae, 2. *Le Naturaliste Canadien*, 66: 241-316.

Nogueira M.M., Neves E. & Johnsson R. (2015) Effects of habitat structure on the epifaunal community in *Mussismilia* coral: does coral morphology influence the richness and abundance of associated crustacean fauna? *Helgoland Marine Research*, 69: 221-229. <https://doi.org/10.1007/s10152-015-0431-x>

Ólafsson E. (1992) Small-scale spatial distribution of marine meiobenthos: The effects of decaying macrofauna. *Oecologia*, 90 (1): 37-42.

Ólafsson E. & Moore C.G. (1992) Effects of macroepifauna on developing nematode and harpacticoid assemblages in a subtidal muddy habitat. *Marine Ecology Progress Series*, 84: 161-171.

Olofsson O. (1917) Beitrag zur Kenntnis der Harpacticiden-Familien Ectinosomidae, Canthocamptidae (Gen. *Maraenobiotus*) und Tachidiidae nebst Beschreibung einiger neuen und wenig bekannten, arktischen Brackwasser-und Süßwasser-Arten. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 6: 1-39.

Pallares R.E. (1966) Sobre una nueva especie de *Porcellidium* (Copepoda, Harpacticoida). *Physis*, 26 (71): 113-120.

Pallares R.E. (1968a) Copépodos marinos de la Ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Contribución sistemática-ecológica I. *Servicio de Hidrografía Naval*, H-1024: 1-125.

Pallares R.E. (1968b) Copépodos marinos de la Ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Contribución sistemática-ecológica II. *Physis*, 27 (75): 245-262.

Pallares R.E. (1968c) *Patagoniella*, nuevo género de la familia Ancorabolidae Sars, 1909 (Copepoda, Harpacticoida). *Physis*, 27 (75): 461-469.

Pallares R.E. (1969a) Catálogo preliminar de los copépodos harpacticoides marinos del Atlántico Sur y sector Atlántico del Antártico con bibliografía básica. *Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA)*, Contribución Científica 49: 1-64.

Pallares R.E. (1969b) El género *Scutellidium* en la Ría Deseado (Crustacea, Copepoda). *Physis*, 29 (78): 51-72.

Pallares R.E. (1970) Copépodos marinos de la Ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Contribución sistemática-ecológica III. *Physis*, 30 (80): 255-282.

Pallares R.E. (1973a) El género *Harpacticus* en la Ría Deseado (Crustacea, Copepoda). *Physis*, 32 (85): 275-288.

Pallares R.E. (1973b) Sobre la presencia de *Paramenophia platysoma* en la Ría Deseado (Copepoda, Harpacticoida). *Physis*, 32 (85): 289-293.

Pallares R.E. (1975a) Copépodos marinos de la Ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). Contribución sistemática-ecológica IV. *Physis*, 34 (89): 213-227.

Pallares R.E. (1975b) Sobre un nuevo género de la familia Laophontidae. *Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA)*, Contribución Científica 93: 1-25.

Pallares R.E. (1975c) Copépodos harpacticoides marinos de Tierra del Fuego (Argentina). I. Isla de los Estados. *Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA)*, Contribución Científica 122: 1-34.

Pallares R.E. (1975d) Sobre el hallazgo de ejemplares masculinos de *Paramenophia platysoma* (Thompson and A. Scott, 1903) (Copepoda, Harpacticoida). *Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA)*, Contribución Científica 135: 1-6.

- Pallares R.E. (1977) Copépodos harpacticoides marinos de Tierra del Fuego (Argentina). II. Isla de los Estados. El género *Diarthrodes* Thompson, 1882. *Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA)*, Contribución Científica 141: 1-14.
- Pallares R.E. (1979) Copépodos harpacticoides marinos de Tierra del Fuego (Argentina). III. Isla de los Estados. *Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA)*, Contribución Científica 142: 1-20.
- Pallares R.E. (1982) Copépodos harpacticoides marinos de Tierra del Fuego (Argentina). IV. Bahía Thetis. *Centro de Investigación de Biología Marina (CIBIMA)*, Contribución Científica 186: 1-39.
- Pastor de Ward C.T. (2001) A new nematode from West Patagonian coast, *Biarmifer madrynensis* sp. n. with redefinition of the genus *Biarmifer* Wieser 1954 (Nematoda, Cyatholaimidae). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie*, 71: 139-149.
- Pastor de Ward C.T. (2003) Two new species of *Sabatieria* (Nematoda, Comesomatidae) from Golfo Nuevo, Chubut (Argentina). *Zootaxa*, 172: 1-12.
- Pastor de Ward C.T. (2004) New species of *Hopperia* (Nematoda, Comesomatidae) and *Metachromadora* (Nematoda, Desmodoridae) from Patagonia, Chubut, Argentina. *Zootaxa*, 542: 1-7.
- Pastor de Ward C.T. & Lo Russo V. (2007) A review of the genus *Richtersia* (Nematoda: Selachinematidae): new species from Golfo San José and Golfo San Matías, Chubut (Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87 (5): 1153-1160.
- Pastor de Ward C.T., Lo Russo V. & Villares G. (2014) Two new species of *Prasaveljevia* Wieser, 1953 (Thoracostomopsidae, Nematoda) from Argentinean coasts (Chubut, Argentina). *Zootaxa*, 4027 (4): 551-564.
- Pastor de Ward C.T., Lo Russo V. & Villares G. (2015a) *Patagonema iubatum* gen. nov. and sp. nov. (Nematoda, Oncholaimidae, Octonchinae) from Patagonia sandy beach (Argentina). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95 (1): 101-109.
- Pastor de Ward C.T., Lo Russo V., Villares G., Milano V., Miyashiro L. & Mazzanti R. (2015b) Free-living marine nematodes from San Julián Bay (Santa Cruz, Argentina). *ZooKeys*, 489: 1-133.
- Perillo G.M.E. (1994) *Estudio oceanográfico de la plataforma interior frente al estuario de Bahía Blanca*. Instituto Argentino de Oceanografía, CONICET. 54 pp.
- Perillo G.M.E. (2007) ¿Por qué Bahía Blanca es un estuario? En: Piccolo M.C. & Hoffmeyer M.S. (editoras). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. 3a. edición. Bahía Blanca: Editorial de la Universidad Nacional del Sur (EdiUNS). 233 pp. ISBN: 987 9281 9 69.
- Perillo G.M.E., Piccolo M.C., Palma E.D., Pérez D.E. & Pierini J.O. (2007) Oceanografía Física. En: Piccolo M.C. & Hoffmeyer M.S. (editoras). *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*. 3a. edición. Bahía Blanca: Editorial de la Universidad Nacional del Sur (EdiUNS). 233 pp. ISBN: 987 9281 9 69.
- Piccolo M.C. & Perillo G.M.E. (1990) Physical Characteristics of the Bahía Blanca estuary (Argentina). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 31: 303-317.
- Piola A.R. & Rivas A.L. (1997) Corrientes en la plataforma continental. En: Boschi E.E. (editor). *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 1: Antecedentes históricos de las*

explotaciones en el mar y las características ambientales. Mar del Plata: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP). 222 pp.

Platt H.M. (1989) The significance of free-living marine nematodes in the ecosystems. *Journal of the Linnean Society*, 96: 261-279.

Popovich C.A., Guinder V.A. & Pettigrosso R.E. (2008a) Composition and dynamics of phytoplankton and aloricate ciliate communities in the Bahía Blanca estuary. En: Neves R., Baretta J.W. & Mateus M. (editores). *Perspectives on integrated coastal zone management in South America*. Lisboa: Ist Press. 604 pp.

Popovich C.A., Spetter C., Marcovecchio J. & Freije H. (2008b) Dissolved nutrient availability during winter diatom bloom in a turbid and shallow estuary (Bahía Blanca, Argentina). *Journal of Coastal Research*, 24 (1): 95-102.

Por F.D. (1973) Priapulida from deep bottoms near Cyprus. *Israel Journal of Zoology*, 21: 525-528.

Por F.D. (1986) A re-evaluation of the family Cletodidae Sars, Lang (Copepoda, Harpacticoida). *Dsyllogeus*, 58: 420-421.

Pratolongo P.D., Perillo G.M.E. & Piccolo M.C. (2010) Combined effects of waves and plants on a mud deposition event at a mudflat saltmarsh edge in the Bahía Blanca estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87: 207-212. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.09.024>

Ramírez F.C. (1971a) Copépodos planctónicos de los sectores bonaerense y patagónico. Resultados de la campaña "Pesquería III". *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Sección Zoología*, 11: 73-94.

Ramírez F.C. (1971b). *Paralteutha minuta*, una nueva especie de copépodos (Harpacticoida, Peltidiidae), hallado en aguas costeras de Mar del Plata, Argentina. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Sección Zoología*, 11: 115-119.

Renaud-Debyser J. (1963) Recherches écologiques sur la fauna interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon île de Bimini, Bahamas). *Vie Milieu*, 15 (Suppl.): 1-157.

Riedl R.J. (1969) Gnathostomulida from America. *Science*, 163: 445-452.

Rocha C.E.F., Kihara T.C., Sousa R.M., Lotufo G.R., Huys R., Johnsson R. & Björnberg T.K.S. (2011) Copepoda. En: Amaral A.C.Z. & Nallin S.A.H. (editores). *Biodiversidade e ecossistemas bentônicos marinhos do litoral norte de São Paulo, sudeste do Brasil*. Instituto de Biologia-UNICAMP, Campinas, Brasil. 273 pp.

Rouch R. (1962) Harpacticoides (Crustacés Copépodes) d'Amérique du Sud. En: Delamare Deboutteville C.I. & Rapoport E. (editores). *Biologie de l'Amérique Australe. Vol.I. Études sur la faune du sol*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, Francia. 280 pp.

Santos P.J.P., Souza-Santos L.P. & Gomes C.A.A. (1998) Copepoda Harpacticoida meiofaunísticos do litoral de Pernambuco. Resumos, XXII Congresso Brasileiro de Zoologia.

Santos P.J.P., Gomes C.A.A., Almeida Z.S., Fonseca-Genevois V.G. & Souza-Santos L.P. (2000) Diversidade de Copepoda Harpacticoida em área de manguezal do Canal de Santa Cruz, PE, Brasil. En: *Anais do V Simpósio de Ecossistema Brasileiros: Conservação*, Volume II; ACIESP nº 109 II. Vitória, Espírito Santo.

Sars G.O. (1909) *An Account of the Crustacea of Norway. Vol. V. Copepoda Harpacticoida*. Bergen Museum, Bergen, Norway. 449 pp.

Scarpati O.E. & Capriolo A.D. (2013) Sequías e inundaciones en la provincia de Buenos Aires (Argentina) y su distribución espacio-temporal. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía*, UNAM 82: 38-51.

Schmidt P. (1968) Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt. I. Faktorengelage und biologische Gliederung des lebensraumes. *International Revue der gesamten hydrobiologie und Hydrographie*, 53: 79-723.

Schmidt P. (1969) Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt. II. Quantitative Verteilung und populationsdynamik einzelner Arten. *International Revue der gesamten hydrobiologie und Hydrographie*, 54: 95-174.

Schnegelberger M.A. (2014) Dragado de profundización del canal interior y antepuerto de los puertos Ingeniero White y Galván y ensanchamiento de su canal de vinculación. Puerto Ing. White, Bahía Blanca, Argentina. Congreso Argentino de Ingeniería Portuaria. 8. Buenos Aires, mayo de 2014. 16 pp. http://www.aadip.org.ar/pdf/paper_2014/6_5/Schnegelberger.pdf.

Sciberras M., Bulnes V.N. & Cazzaniga N.J. (2014) A new species of *Quinquelaophonte* (Copepoda: Harpacticoida) from Argentina. *Zoologia (Curitiba)*, 31 (5): 496-502. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702014000500010>

Sciberras M., Huys, R., Bulnes, V. N. & Cazzaniga, N. J. (2017) A new species of *Halectinosoma* Vervoort, 1962 (Copepoda: Harpacticoida) from Argentina, including a key to species with unusual leg armature patterns, notes on wrongly assigned taxa and an updated key to ectinosomatid genera. *Marine Biodiversity*, 1-16. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0806-0>

Scott A. (1902) on some Red Sea and Indian Ocean Copepoda. *Proceedings of the Liverpool Biological Society*, 16:397-428.

Scott T. (1894) Reports on Entomostraca from the Gulf of Guinea, collected by John Rattray, B. *Sc. Transactions of the Linnean Society of London*, 6: 1-162.

Scott T. (1903) Notes on some Copepoda from the Arctic Seas collected in 1890 by the Rev. Canon A.M. & Norman F.R.S. En: Norman A.M. (editor). *I. Notes on the natural history of East Finmark*. The Annals and Magazine of Natural History, 11 (7): 4-32. <https://doi.org/10.1080/00222930308678717>

Seifried S. (1997) Three new species of *Ectinosoma* Boeck, 1865 (Harpacticoida, Ectinosomatidae) from Papua New Guinea and the Fiji Island. *Microfauna Marina*, 11: 35-58.

Shen C.J. & Tai A.Y. (1964) Descriptions of new species of freshwater Copepoda from Kwangtung Province, South China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 1: 367-396.

Souza-Santos L.P., Santos P.J.P. & Fonseca-Genevois V. (2004) Meiofauna. En: Eskinazi-Leça, Neumann-Leitão S, & Costa M.F. (editores). *Oceanografia: Um cenário tropical*. Bagaço, Recife, Brasil. 252 pp.

Suárez-Morales E. & Fuentes-Reinés J.M. (2015) Two new species of ectinosomatid copepods (Harpacticoida: Ectinosomatidae) from the Caribbean coast of Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 14-27. <https://doi.org/10.7550/rmb.46649>

Suderman K. & Thistle D. (1998) Adult female harpacticoid copepods maintain their energy reserves by feeding while suspended during storms. *Marine Ecology Progress Series*, 164: 245-252.

Swedmark B. (1964) The interstitial fauna of marine sand. *Biological Reviews*, 39: 1-42.

- Thistle D. (2003) Harpacticoid copepod emergence at a shelf site in summer and winter: implications for hydrodynamic and mating hypotheses. *Marine Ecology Progress Series*, 248: 177-185
- Urban-Malinga B. (2014) Meiobenthos in marine coastal sediments. *Geological Society, London, Special Publications*, 388 (1): 59-78.
- Ürkmez D., Sezgin M., Karaçuha M.E., Öksüz I, Katağan T., Bat L. & Şahin F. (2016) Within-year spatio-temporal variation in meiofaunal abundance and community structure, Sinop Bay, the Southern Black sea. *Oceanological and hydrobiological Studies*, 45 (1): 55-65.
- Vakati V., Kihara T.C. & Lee W. (2016) A new species of the genus *Nannopus* (Copepoda, Harpacticoida, Nannopodidae) from the mudflat of Ganghwa Island, Korea. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 129 (1): 212-233.
- van der Land J. (1970) Systematics, zoogeography, and ecology of the Priapulida. *Zoologische Verhandelingen*, 112 (1): 1-118.
- Vasconcelos D.M. (2003) Distribuição espacial da comunidade da meiofauna e diversidade de Copepoda Harpacticoida no estuário do Rio Formoso, Pernambuco. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco. 64 pp.
- Villares G., Lo Russo V. & Pastor C.T. (2015) A new species of *Pontonema* (Oncholaimidae, Nematoda) and a redescription of *Pontonema incisum* Wieser, 1953 from Santa Cruz and Chubut Provinces, Argentina. *Zootaxa*, 4058 (3): 417-428.
- Villares G., Lo Russo V., Pastor de Ward C.T., Milano V., Miyashiro L. & Mazzanti R. (2016) Free-living marine nematodes from San Antonio Bay (Río Negro, Argentina). *ZooKeys*, 574: 43-55.
- Wandenes A.P., Esteves A.M., Nogueira C.S.R., Fonsêca-Genevois V. (1998) Copepoda Harpacticoida meiobentônicos da Coroa do Avião, Pernambuco, Brasil. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco*, 26 (2): 99-104.
- Warwick R.M. (1984) Species size distribution in marine benthic communities. *Oecologia*, 61: 32-41.
- Warwick R.M. (1993) Environmental impact studies on marine communities: Pragmatical considerations. *Australian Journal of Ecology*, 18: 63-80.
- Warwick R.M., Collins N.R., Gee J.M. & George C.L. (1986) Species size distribution of benthic and pelagic Metazoa: Evidence for interaction? *Marine Ecology Progress Series*, 34:63-68.
- Wells J.B.J. (1961) Interstitial copepods from the Isles of Scilly. *Crustaceana*, 2: 262-274.
- Wells J.B.J. (1967) The littoral Copepoda (Crustacea) of Inhaca Island, Mozambique. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 67: 189-358. <https://doi.org/10.1017/s0080456800024017>
- Wells J.B.J. (1971) The Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) of two beaches in south-east India. *Journal of Natural History*, 5 (5): 507-520.
- Wells J.B.J. (1986) Biogeography of benthic harpacticoid copepods of the marine littoral and continental shelf. *Syllogeus*, 58: 126-135.
- Wells J.B.J. (2007) An annotated checklist and keys to the species of Copepoda Harpacticoida (Crustacea). *Zootaxa*, 1568: 1-872.

Wells J.B.J. & McKenzie K.G. (1973) Report on a small collection of benthic copepods from marine and brackish waters of Aldabra, Indian Ocean. *Crustaceana*, 25 (2): 133-146.

Wells J.B.J., Hicks G.R.F. & Coull B.C. (1982) Common harpacticoid copepods from New Zealand harbours and estuaries. *New Zealand Journal of Zoology*, 9 (2): 151-184.

Willey A. (1930) Harpacticoid Copepoda from Bremuda. Part I. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 10, 6: 81-114.

Williamson C.E. & Reid J.W. (2001) Copepoda. En: Throp J.H. & Covich A.P. (editores). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, San Diego. 1056 pp.

Ysebaert T., Fettweis M., Meire P. & Sas M. (2005) Benthic variability in intertidal soft-sediments in the mesohaline part of the Schelde estuary. *Hydrobiologia*, 540 (1): 197-216.